Aus dem anatomischen Institut zu Bonn und dem anatomischen Laboratorium der Johns Hopkins Universität zu Baltimore.

1899
H53
33
Lane Medical Library

Ueber die

Histogenese des peripheren Nervensystems

bei Salmo salar.

Dissertation

bei der

Meldung zum Doctorexamen

der

medicinischen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn

vorgelegt

im Juli 1899

von

Dr. phil. Ross Granville Harrison

aus Baltimore, U. S. A.

Bonn 1901

Separat-Abdruck aus dem Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. 57.

Verlag von Friedrich Cohen.

Aus dem anatomischen Institut zu Bonn und dem anatomischen Laboratorium der Johns Hopkins Universität zu Baltimore.

Ueber die

Histogenese des peripheren Nervensystems

bei Salmo salar.

Dissertation

bei der

Meldung zum Doctorexamen

der

medicinischen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn

vorgelegt

im Juli 1899

von

Dr. phil. Ross Granville Harrison

aus Baltimore, U. S. A.

Bonn 1901

Separat-Abdruck aus dem Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. 57

Verlag von Friedrich Cohen.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA40152003_0237

Meinem Lehrer und Freunde

Professor Moritz Nussbaum

in

dankbarer Verehrung.

Ueber die Entwicklung des Nervensystems der Knochenfische liegen zahlreiche Untersuchungen vor. Der grösste Theil von diesen, meistens in Arbeiten über die gesammte Entwicklung der Teleostier enthalten, bezieht sich hauptsächlich auf die erste Entstehung des Centralnervensystems; andere, wie zum Beispiel die Arbeiten von Retzius (93), Van Gehuchten (95 und 96) und Aichel (95), behandeln den Zusammenhang der einzelnen Gewebselemente, wenn auch nur in späteren embryonalen oder larvalen Stadien. In den ersteren wird jedoch die Histogenese wenig oder gar nicht berücksichtigt, in den letzteren die ersten Stadien der feineren Umwandlung der Zellen überschlagen. Schaper (97) hat zwar die Differenzirungen im Centralnervensystem der Forelle eingehend untersucht, aber seine Studien beziehen sich, soweit sie nicht dem Kleinhirn gewidmet sind, nur auf die allerersten Differenzirungen der Zellen in Stütz- und Nerven-Elemente. In Betreff der Entwicklung des peripheren Nervensystems der Teleostier sind unsere Kentnisse sehr unvollständig, und über die Histogenese der Nerven bestehen überhaupt keine Angaben. Selbst in der berühmten Arbeit von His über die Entstehung der Neuroblasten wird der Teleostierembryo nur wenig in Betracht gezogen.

Dagegen giebt es umfangreiche Untersuchungen über die erste Formumbildung der einzelnen Gewebselemente im Nervensystem bei anderen Wirbelthieren; die Arbeiten von His und Vignal sind hier an erster Stelle zu nennen; an diese schliessen sich die mit Hülfe der neueren Methoden gewonnenen Ergebnisse

von Ramon y Cajal, v. Lenhossék und anderen. Das wichtigste Resultat dieser Untersuchungen ist wohl der Nachweis, dass jede Nervenfaser als Auswuchs einer einzigen Zelle entsteht, d. h. dass Zelle und Faser von Anfang an eine morphologische Einheit bilden. Während dieser Schluss zunächst auf Untersuchung der höheren Wirbelthiere begründet wurde, so ist es nicht ausser Acht zu lassen, dass auch die niederen häufig dazu herangezogen worden sind. Die Mehrheit der Arbeiten über die erste Entstehung des peripheren Nervensystems bei den niederen Wirbelthieren worunter Arbeiten von Hoffmann (83) und Henneguy (88) über den Forellenembryo sich finden, beziehen sich jedoch mehr auf morphologische Fragen als auf die Histogenese. Soweit die Autoren dieser Arbeiten auf letzteres Thema eingehen, unterstützten sie fast ohne Ausnahme die Lehre, dass die Nervenfaser aus einer Kette von Zellen entsteht, und dass Zellen aus dem Centralnervensystem herauswandern, um die peripheren Nerven zu bilden. Selbst in den letzten Jahren hat diese Lehre, namentlich seitens Beard (96), Platt (96), Sedgwick (96) und Hoffmann (98) Unterstützung gefunden.

Die vorliegende Abhandlung enthält die Ergebnisse einer Untersuchung über die histogenetische Entwicklung des peripheren Nervensystem bei dem Teleostierembryo, Salmo salar, ein für histogenetische Studien sehr geignetes Object. Da das periphere Nervensystem nicht vom centralen zu trennen ist, so wird auch manches über die Differenzirungen im Medullarstrang berücksichtigt werden müssen; dies gilt ausser für die Nervenzellen des Rückenmarks, die die peripheren Nerven entsenden, auch für andere Elemente, namentlich die Commissurenzellen und das Ependym. Es ist der Zweck dieses Studiums, die Umbildung der einzelnen Zellarten Schritt für Schritt und möglichst zusammenhängend zu beschreiben und ausserdem Vergleiche mit den Befunden bei anderen Wirbelthieren anzustellen. Um diesen Plan auszuführen, wird es aber unvermeidlich sein, auf manche Einzelheiten einzugehen, die schon von früheren Autoren bei Embryonen anderer Arten beschrieben worden sind.

Hinsichtlich der allgemeinen Schlüsse, die diese Untersuchungen gestatten, ist hier nur zu bemerken, dass alle Befunde beim Lachsembryo für die Lehre sprechen, dass jede Nervenfaser von einer einzigen Zelle auswächst. Nichts habe ich finden können, was die Zellkettentheorie unterstützt.

Die Abhandlung ist in zwei Abschnitte getheilt. Der erste enthält bloss die Beschreibung der Befunde bei den einzelnen Embryonen. Der zweite besteht aus zusammenhängenden Behandlungen der einzelnen Themata, womit eine Besprechung der Angaben von früheren Autoren verbunden wird. In diesem Abschnitt wird Folgendes berücksichtigt:

1. Die Beziehungen zwischen Medullarstrang, Ganglienstrang und Epidermis.
2. Die Bildung und Differenzirung der Spinalganglien und der sensiblen Wurzeln.
3. Neuroblasten und Stützzellen.
4. Die motorischen Wurzeln der Spinalnerven.
5. Die Hinterzellen[1]) und deren Nerven.

Das Material, das mir zum Zweck dieser Untersuchung zur Verfügung stand, waren Embryonen, bezw. Larven vom Rheinlachs, S. salar, in den verschiedensten Stadien der Entwicklung. Der jüngste Embryo, der beschrieben wird, hatte ca. zehn Urwirbel; bei dem ältesten war der Dotter schon vollständig aufgebraucht. Zum Fixiren wurde hauptsächlich Sublimat-Essigsäure und auch zum Theil Flemming'sche Flüssigkeit gebraucht. Serienschnitte wurden in allen drei Hauptebenen des Körpers sowie in einer schrägen Ebene angefertigt; sie wurden dann meistentheils mittelst Hämatoxylin gefärbt und in einer wässerigen Lösung von Congoroth nachgefärbt. Ich musste vom Gebrauch der specifisch neurologischen Methoden absehen, da, nachdem die Untersuchung im Gange war, mir kein frisches Material mehr zur Verfügung stand. Wenn nun diese Methoden für das Studium der älteren Stadien ohne Zweifel von Hülfe gewesen wären, so glaube ich nicht, dass sie zu wesentlich anderen Ergebnissen geführt hätten; denn es handelt sich in dieser Untersuchung hauptsächlich um die ersten Formveränderungen der Nervenelemente, die zu einer Zeit stattfinden, wo die Beschaffenheit ihres Protoplasmas sich kaum vom embryonalen Zustand geändert hat und demzufolge die specifischen Färbungen der Nervenzellen nur selten oder gar nicht zu erzielen sind.

Ich möchte nochmals an dieser Stelle Herrn Geheimrath

---

1) Auch Rohon'sche Zellen, Riesenzellen und „transient ganglion cells“ (Beard) genannt.

Frhr. v. la Valette St. George danken für die freundliche Zuweisung eines Arbeitsplatzes im anatomischen Institut zu Bonn während des Sommers 1899, sowie Herrn Professor M. Nussbaum für die Ueberlassung seiner Serienschnitte, die als eine wichtige Ergänzung meines Materials dienen.

I. Abschnitt.

Beschreibung der Stadien.

Stadium I[1]).

Der Medullarstrang des Kopfes ist in diesem Embryo nur theilweise von der Haut getrennt. Im Rumpf sind keine Spuren von einem Ganglienstrang vorhanden. Dagegen finden sich im Kopf, caudalwärts von der Augenblase drei paarige Ganglienanlagen schon mehr oder weniger ausgebildet, die als Trigeminus, Acustico-Facialis und Glossopharyngeo-Vagus zu deuten sind.

Die vorderste dieser Anlagen, die des Trigeminus, erstreckt sich von der caudalen Hälfte der Augengegend bis kurz vor die Ohrgrube. Sie hängt mit der dorsalen Fläche des Gehirns zusammen und bildet ein grosses Lappenpaar, das sich von seinem Ursprung ventro-lateralwärts streckt. Sie besteht aus einer dichten Zellmasse, in welcher viele Kerntheilungsfiguren vorhanden sind. Die Ganglienanlage ist auch mit der Grundschicht der Epidermis in Zusammenhang. Diese Schicht hört nämlich in einer gewissen Entfernung von der Mittelebene an jeder Seite auf, und der Ganglienstrang ist in der Mitte nur von der Deckschicht bedeckt (Textfigur 5 p. 392). Das Nervensystem: Medullarstrang und Ganglienstrang, ist also noch nicht von der Epidermis abgeschnürt.

Caudalwärts vom Trigeminus ist eine ganz kurze Strecke (etwa 0,03 mm), wo der Ganglienstrang unterbrochen ist. Dann folgt in der Gegend der Ohrgrube die Anlage des Acustico-Facialis, worin keine Sonderung in die zwei Bestandtheile zu merken ist. Diese Anlage ist nicht so weit ausgewachsen, wie die des Trigeminus. Sie macht im Querschnitt den Eindruck einer Haube, die auf dem Gehirn liegt. Mit letzterem, sowohl wie mit der

1) Der Embryo wurde am 16. Bebrütungstag (Wassertemperatur 7°—8° C.) eingelegt. Die Anzahl an vorhandenen Urwirbeln war nicht genau zu bestimmen, wird aber auf zehn oder elf geschätzt. Dieses Stadium entspricht dem Stadium F' von Henneguy (88, p. 481) und dem Stadium VIII von Kopsch (98, p. 200).

Grundschicht der Haut, ist sie in continuirlichem Zusammenhang liegt also zwischen beiden. Sie ist wie die Trigeminusanlage, ein wahrer Zwischenstrang.

Die Acusticusanlage geht, caudalwärts von der Ohrgegend, in die Glossopharyngeo-Vagusanlage über, durch eine leichte Einschnürung davon getrennt. Letztere ist kaum so weit ausgebildet wie erstere und wird nach dem Schwanz zu immer dünner, bis sie bald ganz aufhört.

Stadium II[1]).

Die Trigeminusanlage dehnt sich in diesem Stadium weiter ventralwärts aus und ist schon aufgelockert. An den meisten Schnitten ist es kaum möglich, zwischen der Anlage und dem umliegenden Mesenchym eine Grenze zu ziehen.

Die Vagusanlage ist ungefähr so weit entwickelt, wie die Trigeminusanlage im Stadium I. Im Vagusgebiet ist ein dichtes und scharf umgrenztes Mesenchym vorhanden; gegen dieses ist der Ganglienstrang zu unterscheiden. Das Mesoderm ist hier undeutlich segmentirt[2]); erst weiter caudalwärts (etwa 0,15 mm) hinter der Ohrgrube liegt die orale Grenze des ersten scharf umgrenzten Myotoms.

Nach dem Schwanz zu wird die Fortsetzung des Ganglienstranges rasch dünner, bis sie schon vor dem Gebiet der Myotome ganz aufhört. Der am weitesten caudal gelegene Theil des Ganglienstranges besteht aus einer schwachen Zellkette, die zwischen Epidermis und Medullarstrang eingeklemmt ist. Einzelne von diesen Zellen haben dünne, peripherwärts sich erstreckende Protoplasmafortsätze.

In der Kopfregion hat die Abfaltung des Medullarstranges sammt Ganglienstrang von der Epidermis schon an gewissen Stellen stattgefunden. Ueber dem Trigeminuswulst z. B. stösst die Hautgrundschicht der beiden Seiten in der Mittelebene zu-

1) Der Embryo wurde am 17. Tag eingelegt. Die Augenblase weist eine anfangende Höhlung auf. Die Ohrgrube ist noch mit der Hautgrundschicht in Zusammenhang. Die Urwirbelzahl wird auf fünfzehn taxirt. Dieses Stadium ist etwas weiter entwickelt, als Stadium G von Henneguy, aber nicht so weit wie Stadium IX von Kopsch.

2) Vergl. Nussbaum, M., Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges, pag. 64.

sammen, und die Ganglienanlage bleibt nur mit dem Medullarstrang in Zusammenhang. Im Acustico-Facialis- und im Vagusgebiet ist die Abfaltung nicht vollendet; die Grundschicht geht medialwärts in den Ganglienstrang über, und der mittlere Theil des letzteren wird direct von der Deckschicht bedeckt.

Die ersten Stadien der Abfaltung sind in der Rumpfgegend zu beobachten. Im caudalen Drittel des Embryo ragt der Medullarstrang keilartig zwischen die Mesodermstreifen hinein. An Querschnitten (Fig. 1) ist es ersichtlich, dass der Strang (*m.s*) lateralwärts sich verjüngt und continuirlich in die Grundschicht (*gr.s*) übergeht. Die ganze Bedeckung des embryonalen Marks in diesem Stadium besteht aus der Deckschicht des Ectoderms (*d.s*), die jedoch noch recht dick ist. Die äusseren Zellen des Medullarstrangs sind senkrecht zur lateralen Fläche derselben verlängert. Die Höhe dieser Zellen fällt an der Uebergangsstelle (*u*) stark ab, indem die Schicht als Grundschicht fortgesetzt wird, die aus cuboiden oder flachen Epithelzellen besteht. Etwas weiter kopfwärts wird der Uebergang des Medullarstrangs in die Epidermis schärfer; die runde Umbiegung wird zu einer Rinne vertieft (Fig. 7 bei *u*)[1]), d. h. die Abfaltung hat begonnen. Der Querschnitt des Medullarstrangs wird durch diesen Vorgang schlusssteinförmig. Es bleibt eine Kante an der Stelle bestehen, wo der frühere Uebergang in die Epidermis lag (Fig. 7 *fl.k*). Noch weiter nach dem Kopf zu reicht die Grundschicht näher zur Mittelebene, aber erst im Trigeminusgebiet, wie oben beschrieben, ist der Medullarstrang vollständig von ihr überdeckt.

Stadium III[2]).

Die vollständige Auflockerung der Trigeminusanlage hat schon stattgefunden. Dasselbe gilt, wenn auch in einem geringeren Grade, für die Facialisanlage. Die Vagusanlage ist noch intakt, obwohl die Zellen nicht so dicht aneinander gedrängt sind als im vorhergehenden Stadium. Sie hat sich sozusagen ausgestreckt,

1) Diese Figur ist nach einem älteren Embryo abgebildet.

2) Der Embryo wurde am 18. Tag eingelegt. Die Augenblase ist schon eingestülpt. Die Ohrblase wird von der Grundschicht der Haut abgeschnürt. Die Zahl der Urwirbel beträgt 19—20. Dieses Stadium ist zwischen den Stadium G und H von Henneguy und nur sehr wenig weiter entwickelt als das Stadium IX von Kopsch.

und direct unter der äusseren Haut verlaufend reicht sie bis an eine Kiementasche heran. Caudalwärts von der Vagusanlage sind nur einzelne Zellen vorhanden, an der Stelle eines compacten Stranges. Diese Zellen liegen zum Theil ganz frei in dem kleinen Raum zwischen Medullarstrang, Mesoderm und Haut und zum Theil in Zusammenhang mit dem erstgenannten, der in dieser Gegend eigentlich die Anlage der Ganglien einschliesst. Die freien Zellen sind in dem zwischen Vagusanlage und erstem deutlichen Myotom liegenden Gebiet am zahlreichsten. Sie erstrecken sich zum Theil zur dorsalen Kante des Mesoderms. Nach dem Schwanz zu nehmen sie allmählich an Zahl ab; doch ist dies nicht ganz regelmässig, denn z. B. im Gebiet des ersten Wirbels sind, auf beiden Seiten zusammen, siebenundzwanzig Zellen, beim zweiten Urwirbel zwölf, beim dritten achtzehn, beim vierten sieben und beim fünften eine; dann in der Gegend des siebten und elften sporadisch je eine Zelle. Die Zellen sind im Bereich eines Segments recht regelmässig vertheilt, und weisen keine metamere Anordnung auf.

Die Abfaltung der Anlage des Nervensystems von der Epidermis ist im Kopf fast überall vollzogen, aber im Rumpf hängt der Medullarstrang lateralwärts mit der Grundschicht zusammen. Die Schnittbilder sind in diesem Stadium für diese Frage theilweise sehr undeutlich, weil die Auflockerung der Ganglienanlagen des Kopfes schon sehr weit vorgegangen ist, und weil der dorsale Theil der Hautgrundschicht äusserst dünn geworden ist.

Stadium IV[1]).

Der Medullarstrang ist jetzt in fast der ganzen segmentirten Region des Embryo von der Haut abgeschnürt. In dem caudal gelegenen unsegmentirten Theil ist die Grundschicht der Epidermis noch mit dem Medularstrang verbunden, aber hier, sowie im Bereich der letzten drei Urwirbel ist sie schon etwas weiter abgefaltet, als in der Fig. 7 gezeigt wird. Kopfwärts vom einundzwanzigsten Urwirbel ist ein Gebiet, wo die Grundschicht nur stellenweise in der Mittelebene geschlossen ist. Die Abfaltung vollzieht sich also nicht ganz continuirlich vom Kopf nach dem Schwanz zu. Der Medullarstrang ist kopfwärts vom caudalen

1) Die Urwirbelzahl beträgt in diesem Stadium vierundzwanzig. Es ist nicht so weit entwickelt, wie Henneguy's Stadium H und liegt zwischen den Stadien IX und X von Kopsch.

Theil des fünfzehnten Segments überall von der Epidermis getrennt.

An den Stellen, wo der Medullarstrang noch nicht abgefaltet ist, ragt derselbe zwischen den beiden Seitentheilen der Grundschicht etwas empor (Fig. 7). Die Zellen in dieser Erhabenheit und auch einige aus der ganzen oberflächlichen Schicht des Stranges lateralwärts bis zur Flügelkante bilden den Ganglienstrang. Die dorsale Fläche des Medullarstrangs ist an manchen Stellen, wo er abgefaltet ist, glatt abgerundet: obgleich selbst nach vollendeter Trennung eine leistenförmige Erhebung dort wahrzunehmen ist (Fig. 8 *g. str*).

Der Medullarstrang hat im Querschnitt eine Form, die am besten mit einem Schlussstein zu vergleichen ist. Seine dorsale Fläche ist gewölbt und biegt seitwärts, an der Stelle, wo der Strang am breitesten ist, plötzlich in die Seitenfläche um. Die hier gelegene, ausgeprägte Kante oder Leiste nenne ich die Flügelkante, weil sie von der Flügelplatte der Markanlage hervorragt[1]) Fig. 7—10 *fl. k.*). Eine deutliche Membran, welche aus dem äusseren Theil der Zellmembranen besteht, umgiebt den Medullarstrang, der noch ein solides Gebilde ohne Centralcanal ist. Die beiden Seitenhälften des Stranges sind durch eine sagittal gelegene Membran getrennt, die im Querschnitt als eine zackige, den Grenzen der einzelnen Zellen entsprechenden Linie erscheint (Fig. 8 *c. c'*).

Die Zellen des Medullarstrangs sind epithelartig geordnet. Sie sind prismaförmig, und die Längsachse der einzelnen Zellen liegt quer im embryonalen Körper. Die Zellen erstrecken sich von der äusseren Grenzmembran bis zur Mittelebene, aber ihre ovalen Kerne sind nicht in einer Schicht geordnet, sondern liegen in verschiedenen Entfernungen von der Mittelebene. Dorsal und ventral, d. h. in den Theilen der Wandungen des Medullarstrangs, welche der Deckplatte und der Bodenplatte entsprechen, haben die Zellen eine radiäre Anordnung; doch im ersteren ist die Regelmässigkeit durch das Vorhandensein der Zellen des Ganglienstrangs etwas gestört.

Die feinere Structur des Zellprotoplasmas zeigt sich im conservirten Material als reticulär. An den Fäden des Netzwerks sind äusserst kleine Körnchen angereiht (Fig. 11—13). Die ein-

1) Siehe Anmerkung 2 auf Seite 51.

zelnen Fäden verlaufen hauptsächlich, wenn auch nur undeutlich, in der Richtung der Längsaxe der Zellen. Der mediale sowohl als der laterale Theil der Zellen weisen eine gleiche Structur auf.

Die Kerne der Epithelzellen nehmen die mittlere Zone der beiden Seitenwände des Medullarstrangs ein. Medial davon finden sich, wie bekannt, zahlreiche in Theilung begriffene Keimzellen (Fig. 10 *k.z.*). In dem lateral von den Kernen gelegenen Randschleier liegen durch die ganze Länge der Markanlage eine Anzahl Neuroblasten eingebettet (Fig. 7—10 *h. z m. z* und *nbl*). Diese Vorstufen der Nervenzellen liegen jetzt vereinzelt und bilden kaum eine besondere Mantelschicht (His). Sie sind in allen Horizontalebenen des Medullarstrangs zu treffen. Durch ihre verschiedene Lage kann man schon mehrere Gruppen von Neuroblasten unterscheiden. Erstens sind im Niveau der Flügelkante und dorsalwärts davon gewisse auffallende Zellen (Fig. 7, 8 und 10 *h.z*), die zum Theil schon in früheren Stadien zu erkennen waren, wo sie ganz nahe zur Uebergangsstelle zwischen Epidermis und Medullarstrang lagen. Es ist klar, dass diese Zellen örtliche Beziehungen zu den Zellen des Ganglienstrangs haben. Sie sind, wie später ersichtlich wird, die Vorstufen der Hinterzellen oder Riesenzellen von Rohon. Zweitens liegen die Neuroblasten, die sich bald zu Commissurenzellen herausbilden werden, direct ventral zur Flügelkante und bis zur mittleren Horizontalebene des Medullarstrangs (Fig. 9 *com. z*). Drittens liegen in der ventralen Hälfte der Markanlage die künftigen motorischen Zellen (Fig. 8 *m. z*).

Die Neuroblasten, die caudalwärts vom achtzehnten Urwirbel liegen, sind sämmtlich rund oder polyedrisch, und sind deutlich gegen die Epithelzellen abgegrenzt. In Bezug auf feinere Structur sind sie kaum von den anderen Zellen des Embryonalkörpers differenzirt. Die Fäden des Protoplasmagerüsts sind aber unregelmässig und nicht parallel mit einander geordnet. Die Kerne der Zellen sind rund und enthalten gewöhnlich ein rundes Kernkörperchen, während der ganze übrige Theil des Kerns etwas blass erscheint. Es finden sich schon in der Gegend des achtzehnten Segments motorische und Commissuren-Neuroblasten, die eine etwas längliche Gestalt haben. Sie sind in ventro-lateraler Richtung ausgezogen und spitzen sich nach der Peripherie zu, wobei sie sich häufig gegen die äussere Grenzmembran des Me-

dullarstrangs andrängen. Die Membran bleibt jedoch noch deutlich und vollständig intakt. Weiter nach dem Kopf zu sind hier und da Zellen vorhanden, deren Auswüchse etwas länger sind. Dies ist bei den motorischen Zellen der Fall, aber noch in höherem Grade bei den Commissurenzellen. Der kräftige Auswuchs einer solchen Zelle, der in der That eine dicke stumpfe Nervenfaser darstellt, erstreckt sich ventralwärts in der Substanz des Randschleiers, entweder direct innerhalb oder unweit von der äusseren Grenzmembran. Im Bereich vom zweiten, dritten und vierten Urwirbel reichen die Fortsätze von Zellen, die an der Flügelkante gelegen sind, in einzelnen Fällen bis an die mittlere Horizontalebene des Medullarstrangs. Der Randschleier besteht auch hier aus einem reticulären Protoplasma. Das Netzwerk ist aber intracellular und nicht so weitmaschig, als dass die auswachsenden Nervenfasern durch die Maschen geführt werden könnten. Im Gegentheil ist ihr Weg durch das Protoplasma der epithelialen Stützzellen ausgehöhlt.

Der Zellkern von fast allen diesen weiter differenzirten Neuroblasten nimmt eine etwas excentrische Stellung ein. Das Zellprotoplasma tingirt sich etwas stärker mit dem Congoroth, und das Protoplasmagerüst hat eine bestimmte Anordnung, indem die einzelnen Fädchen nach dem auswachsenden Pol der Zelle zu convergiren. In den Fällen, wo ein deutlicher Fortsatz vorhanden ist, verlaufen die darin enthaltenen Fäden parallel mit der Axe derselben (Fig. 17 und 23).

Wenn die Querschnittserie vom Schwanz nach dem Kopf zu durchmustert wird, finden sich die ersten Zeichen einer Sonderung der künftigen Spinalganglienzellen von der Rückenmarksanlage in der Gegend des dreizehnten Urwirbels. Die obersten Zellen des Medullarstrangs erheben sich hier als eine etwas deutlichere Leiste, und einige Zellen, die an der Oberfläche liegen, entsenden lange Ausläufer, die sich peripherwärts nach der Epidermis und der Muskelplatte zu ausstrecken (Fig. 9). Beim elften Myotom, wie auch im Bereich des zehnten Segments, liegt eine Zelle beinahe frei auf der Oberfläche der Markanlage. Von der oralen Hälfte des zehnten Urwirbels giebt es in jedem Schnitt lose Zellen, oder solche, die im Begriff sind, sich loszulösen. Die ganze oberste Schicht des Medullarstrangs betheiligt sich an der Abgabe der Zellen, die dann in den freien Raum hinein-

gleiten, der zwischen Haut, Medularstrang und Urwirbel liegt (Fig. 2 und 10). So bald diese Zellen frei liegen, ist an ihrer unregelmässigen Form und am Vorhandensein von Protoplasmaausläufern zu merken, dass die künftigen Ganglienzellen wie Wanderzellen gestaltet sind. Sie ähneln sehr den Mesenchymzellen desselben Stadiums. Die Zellen, die sich aus dem Verband des Medullarstrangs gelöst haben, nehmen nach dem Kopfe zu recht regelmässig an der Zahl zu, jedoch nicht ganz ohne Sprünge und Rücktritte, wie aus der folgenden Tabelle zu ersehen ist:

Myotom No.	Zahl der losgelösten Zellen		Myotom No.	Zahl der losgelösten Zellen	
	Rechts	Links		Rechts	Links
11	1	0	5	13	19
10	1	0	4	22	18
9	5	5	3	19	19+2[1])
8	1	5	2	26+2	26+1
7	8	5	1	32+2	22+2
6	10	4	a	52	49+1

Fast alle die Zellen liegen dorsal von den Urwirbeln, wo sie mit ihren Fortsätzen ein Netzwerk bilden. Doch beim sechsten Urwirbel liegt eine Zelle im Winkel zwischen Rückenmark und Urwirbel, als wenn sie im Begriff wäre, sich dazwischen hineinzudrängen. Zwei Zellen haben sich im Bereich des dritten Myotoms schon so weit hineingedrängt, dass sie ganz fest zwischen Muskelplatte und Medullarstrang eingeklemmt liegen. Beim zweiten Myotom sind rechts zwei und links eine solche eingedrungene Zelle; beim ersten Myotom zwei auf jeder Seite; und bei dem vergänglichen Myotom *a* links eine Zelle, im Ganzen zehn, wovon zwei in Theilung begriffen sind. Auch im Gebiet des unsegmentirten Mesoderms sind viele Ganglienstrangzellen vorhanden und zwar in zunehmender Zahl je weiter nach dem Vagus zu. Der schon etwas aufgelockerte Ganglienstrang verläuft aber continuirlich vom Kopfe in den Rumpf hinein. Dies ist um so mehr zu beachten, als später den Myotomen *a* und 1

1) Die nach dem + Zeichen befindlichen Zahlen bezeichnen die Zellen, die sich schon zwischen den Medullarstrang und das Myotom hineingedrängt haben.

entsprechend keine Ganglien und im Bereich des Myotoms 2 nur ein vorübergehendes rudimentäres Ganglion sich ausbilden[1]).

Dass alle die eben aufgezählten Zellen ausschliesslich aus dem Ganglienstrang stammen, ist für sicher zu halten; denn keine freien Mesenchymzellen sind, ausser im Kopf, vorhanden, die eine Verwechselung hervorrufen könnten. Seitenplatten und Urwirbel sind überall sehr deutlich; letztere sind sogar mit einer bestimmten Membran umgrenzt. In den meisten Ursegmenten sind die Sklerotomdivertikeln nicht einmal entwickelt, und in den ersten sieben, wo sie vorhanden sind, sind die Sklerotome noch epithelial; sämmtliche Zellen halten noch fest in dem epithelialen Verband.

Die Entwicklung der Hinterzellen kann am besten an schrägen Längsschnitten verfolgt werden, und zwar an Schnitten, die um etwa 30° bis 45° zur Frontalebene geneigt sind. In solchen schrägen Schnitten, die die Flügelkante treffen, und demgemäss die dorsale Fläche des Medullarstrangs, sowie die des Myotoms eben abschaben, treten die runden oder polygonalen Neuroblasten (Fig. 15 und 16 *h. z*) gegen die länglichen, in Querrichtung gestreckten Stützzellen scharf hervor. Andere Neuroblasten sind vorhanden, die in der Richtung der Längsaxe des Embroys etwas gestreckt sind (Figur 16 bei *c*). Diese Zellen sind nicht gerade spindelförmig, denn der Zellleib, der den oft in die Länge gestreckten Zellkern enthält, liegt im Haupttheil, etwas medialwärts von der Axe der Auswüchse, die sich der äusseren Grenzmembran fest anschmiegen. Durch diese Verhältnisse erklären sich die Bilder, die man in Querschnitten erhält, wo der Kern ein wenig excentrisch in einer ovalen Protoplasmamasse liegt (Fig. 7, 8 und 10 *h. z*).

Stadium V[2]).

Die Auflösung des Ganglienstrangs ist jetzt bedeutend weiter vorgeschritten. Losgelöste Zellen sind bis in den Bereich des zweiundzwanzigsten Segments vorhanden. Die Entwicklung scheint besonders rasch in der caudalen Hälfte des Embryo vor

1) Harrison (95), p. 560.

2) Bei Embryonen in diesem Stadium beträgt die Anzahl der Urwirbel neunundzwanzig. Das Stadium ist ungefähr dem Stadium X von Kopsch und H von Henneguy entsprechend.

sich gegangen zu sein, denn die einzelnen Entwicklungsstufen sind örtlich nicht so weit auseinander wie im Stadium IV. Somit haben sich Zellen verhältnissmässig weit caudalwärts, d. h. im Gebiet des zwanzigsten Urwirbels, zwischen Medullarstrang und Urwirbel hineingedrängt. Doch sind diese eingeklemmten Zellen nur vereinzelt in diesem weit caudal gelegenen Theil des Embryos. Sie sind erst vom sechzehnten Segment kopfwärts in jedem Metamer vorhanden, aber bis zum neunten Segment sind nie mehr als drei Zellen auf einer Seite eines Segments zu finden. Beim achten Myotom können Andeutungen einer Gruppirung der Zellen wahrgenommen werden. Beim sechsten und den kopfwärts davon liegenden Segmenten ist ein rudimentäres Ganglion vorhanden (Fig. 3). Man sieht nämlich, dass hier zwischen dem ventralen Theil des Medullarstrangs und der daneben liegenden Muskelplatte eine Anhäufung von Zellen vorhanden ist. Etwa vier solche Zellen sind in einem Schnitt zu finden. Ventralwärts vom Zellhaufen ist ein leerer vom Medullarstrang, Chorda dorsalis, und Muskelplatte begrenzter Raum, wo die Mesenchymzellen aus den Sklerotomdivertikeln später hineinwandern. Derartige Zellen sind in dem betreffenden Segment nicht vorhanden, und es ist deshalb mit Sicherheit zu bestimmen, dass der oben beschriebene Zellhaufen ausschliesslich aus Zellen des Ganglienstrangs zusammengesetzt wird. Die Ganglienanlagen liegen caudalwärts von der Mitte des betreffenden Segments, aber auch in anderen Theilen der Segmente sind isolirte Zellen zu finden. Die bei dem ersten Myotom und Myotom *a* befindlichen Zellenanhäufungen sind kaum bestimmt genug, um Ganglienanlagen genannt zu werden.

Die gesammte Anzahl der Zellen, die aus dem Ganglienstrang im Bereich der einzelnen Segmente ausgewandert sind, ist bedeutend grösser als im vorigen Stadium. Kerntheilungsfiguren sind auch an diesen Zellen häufig zu sehen. Eine metamere Anordnung dieser Zellen ist nur in den in der Entwicklung am weitesten vorgeschrittenen Gegenden zu merken, d. h. nur wo die Ganglienanlagen vorhanden sind.

Die Veränderungen, die seit dem letzten Stadium im Medullarstrang selber stattgefunden haben, betreffen fast ausschliesslich die Neuroblasten. Diese sind zahlreicher geworden und ihre Fortsätze, besonders in der oralen Hälfte des Embryos,

sind zum Theil sehr lang geworden. Die Fortsätze oder Fasern von einigen motorischen Zellen überschreiten sogar die Grenzen des Medullarstrangs. Die erste solche Zelle (vom Schwanz gerechnet) findet sich in der Gegend des dreizehnten Urwirbels. Von hier bis zu (einschliesslich) dem siebenten Segment sind solche Zellen vorhanden, aber vor dem siebenten nur im vierten Segment, Eine sehr günstig getroffene Vorderhornzelle ist im Bereich des neunten Segments zu sehen (Fig. 12). Der Fortsatz dieser Zelle, der schon zu einer deutlichen Faser (*g. w.*) ausgewachsen ist, durchbricht die äussere Grenzmembran des Medullarstrangs, und verläuft ventralwärts, der medialen Fläche der Muskelplatte entlang, welcher er sich fest anschmiegt. Es hat nicht den Anschein, als wenn die Faser direkt in die Muskelsubstanz hineinwachsen würde, sondern als wenn sie für ein weiter ventral gelegenes Gebiet bestimmt wäre. Die Faser ist noch protoplasmatisch und hat die Differenzirung einer Nervenfaser noch nicht erreicht. Andeutungen von Fibrillen sind zu sehen, die zu parallel verlaufenden Zügen geordnet sind. Dieses Bild stellt ein sehr frühes Stadium in der Entwicklung der motorischen Wurzeln dar. In diesem Fall besteht die Wurzel aus einer einzigen Faser, obgleich in anderen Fällen Fortsätze von zwei Zellen nachzuweisen sind. Andere motorische Zellen liegen in der Nähe der Wurzeln, aber entsenden noch keine Fasern über die Grenze des Medullarstrangs hinaus. Fortsätze von den motorischen Zellen sind oft durch mehrere Schnitte in der Längsrichtung zu verfolgen. Die Länge der auswachsenden motorischen Fasern ist in den einzelnen Segmenten verschieden. Die im achten, neunten und zehnten Segmente befindlichen sind am weitesten entwickelt. Aus diesen Befunden ist zu ersehen, dass die motorischen Wurzeln den Spinalganglien in der Entwicklung vorauseilen, und dass ein regelmässiges Vorschreiten der Entwicklung der Wurzeln vom Kopf nach dem Schwanz zu nicht streng innegehalten wird.

Das Verhalten der Sklerotome ist in diesem Stadium sehr günstig für die Beobachtung der motorischen Nerven. Denn nur vom vierten Segment oralwärts sind die daraus entstammenden Mesenchymzellen bis zur ventralen Fläche des Medullarstrangs vorgedrungen. Die auswachsenden Nerven sind frei von losen Zellen, die die Klarheit der Bilder stören könnten. Auch fehlen

alle Zeichen einer Auswanderung von Medullarstrangzellen, um an der Bildung der motorischen Nerven Theil zu nehmen. Die sieben Wurzeln, die schon vorhanden sind, haben ihre Bildung zweifellos ohne Betheiligung von solchen Zellen erreicht. Die äussere Grenzmembran des Medullarstrangs bleibt überall intact, mit Ausnahme der kleinen Durchbruchstellen, die nur für den Durchlass der Zellfortsätze gross genug sind.

Die Commissurenzellen sind weit ausgewachsen. Caudalwärts bis zum dreizehnten Segment sind ihre Fortsätze bis zur Austrittsstelle der motorischen Wurzeln zu verfolgen. Einige davon sind bis zur ventralen Grenze des Medullarstrangs gewachsen, wo sie sich dann nach der entgegengesetzten Körperseite des Embryo umbiegen.

Die Hinterzellen entsenden jetzt recht lange Fortsätze, die sich im Niveau der Flügelkante durch mehrere Querschnitte verfolgen lassen. Die Fortsätze von mehr als einer Zelle sind zu kleinen Bündelchen vereinigt, die den allerersten Anfang des Hinterstranges darstellen. Es ist in den meisten Fällen klar, dass eine Zelle einen oral und einen caudal verlaufenden Fortsatz abgiebt, wovon bald der eine und bald der andere stärker ist. Einige Zellen bilden ausserdem querverlaufende Auswüchse, die sich nach der dorsalen Mittellinie des Medullarstrangs zu ausstrecken. In Betreff der Grösse und des Differenzirungsgrades übertreffen die Hinterzellen in diesem Stadium kaum die motorischen Zellen oder die Commissurenzellen.

Die Verhältnisse zwischen den Hinterzellen und deren Ausläufer sind in einer schrägen Längsschnittserie von einem etwas älteren Embryo [1]) zu übersehen. Die Ausläufer sind ansehnlich und sind länger als der längste Durchmesser des Zellleibs (Fig. 23). Der Gegensatz zwischen Zellleib und Zellfortsatz ist jetzt sehr deutlich. Ersterer liegt fast gänzlich medial von der Achse der Längsfortsätze. Der Zellkern bleibt in einigen Fällen in der Mitte der Zelle, nimmt aber gewöhnlich eine starke excentrische Stellung ein. Die Substanz der Zellen sowie die der Fortsätze bleibt noch körnig. Letztere sind noch nicht zu eigentlichen Nervenfasern ausgebildet; doch tingirt sich das Proto-

1) Embryo mit einunddreissig Urwirbeln, Länge des conservirten Embryos 3,6 mm.

plasma der Fortsätze stark mit dem Congoroth und hebt sich dadurch von der Umgebung hervor. Die querverlaufenden Fortsätze, die einige Hinterzellen bilden, sind auch schon recht lang geworden (Fig. 31).

Bei einem noch älteren Embryo [1]) sind einige Hinterzellen vorhanden, die etwas von der Flügelkante nach der Mittelebene zu abgerückt sind. Der Kern von diesen Zellen liegt ganz an der medialen Seite des Zellleibs Fig. 24 c. Die zwei Fortsätze verlaufen vom Zellleibe zunächst etwas lateralwärts, um dicht innerhalb der äusseren Grenzmembran eine gerade Längsrichtung einzuschlagen, wo sie sich oft durch die Länge eines ganzen Urwirbels deutlich verfolgen lassen. Der Aufbau der Fasern nähert jetzt dem einer ausgebildeten Nervenfaser, obgleich die Fasern noch etwas dick sind.

Stadium VI [2]).

Die Entwicklung des Ganglienstrangs ist jetzt nur wenig weiter caudalwärts vorgeschritten. Dagegen hat der orale Theil deutliche Fortschritte gemacht. Eine grosse Anzahl von Zellen sind hier an ihre definitive Lage gelangt, und sie gruppiren sich um die ventralen Wurzeln, wovon schon zwölf vorhanden sind. Die Zellen der Ganglienanlagen sind theils im selben Schnitt wie die entsprechende motorische Wurzel, theils weiter oral und theils caudal davon zu treffen. Die Maximalzahl der Zellen in einem Ganglion beträgt zehn, aber im Bereich der weit caudal gelegenen Wurzeln ist mehrmals nur eine einzige Zelle vorhanden, die ihre definitive Lage eingenommen hat. Diese Zellen sind alle noch undifferenzirt und besitzen keine Nervenfortsätze; sie sind demgemäss ohne nervöse Verbindung mit dem Medullarstrang. Neben dem zweiten Segment finden sich neun Zellen in der Ganglienanhäufung auf der rechten Seite und sieben auf der linken, im Bereich des ersten Segments drei resp. vier Zellen. Dies ist von Interesse, weil in diesen Segmenten später eine Hemmung oder Rückbildung in der Entwicklung eintritt. Der vorübergehende Urwirbel (Myotom *a*) ist schon zum Theil einem

1) Embryo mit dreiunddreissig Urwirbeln. Dieser ist nur ein wenig jünger als die Embryonen im Stadium VI.

2) Die Zahl der Urwirbel beträgt in diesem Stadium fünfunddreissig. Es ist etwas älter als Stadium XI von Kopsch.

mesenchymatischen Zerfall erlegen, so dass es unmöglich ist, die Anzahl der vorhandenen Ganglienstrang-Zellen zu bestimmen.

Die Sklerotomdivertikel sind in diesem Stadium schon zum Theil aufgelöst. Von dem letzten bis zum fünfzehnten Segment sind sie noch intact, aber schon beim sechszehnten zeigen sich die Zeichen einer Loslösung, indem einzelne Zellen dorsal gerichtete Ausläufer ausstrecken (siehe Fig. 2, die nach einem jüngeren Embryo abgebildet ist). Einige solche Zellen sind auch im fünfzehnten Segment vorhanden, und im vierzehnten haben mehrere sich zwischen Notochord und Muskelplatte hineingequetscht. Ein Segment weiter kopfwärts, erreichen die vom Sklerotom abstammenden Zellen bereits die ventrale Kante des Medullarstrangs. Es ist daher oft schwierig, von diesem Segment an, die Mesenchymzellen von den Ganglienzellen zu unterscheiden; beide Zellarten sind noch vollkommen undifferenzirt.

In dem Medullarstrang selber ist in Betreff der gröberen Verhältnisse zu bemerken, dass der Centralcanal sich viel weiter caudalwärts ausdehnt, indem Andeutungen davon sich bis zum vierzehnten Segment finden; und weiter, dass die Kanten, Flügelkante und ventrale Kante, in dem oralen Theil der Rückenmarksanlage die Neiguug zeigen, sich mehr und mehr abzurunden. In feinerer Structur sind die Stützzellen kaum verändert (Fig. 11 und 17); nur von etwa dem fünfzehnten Urwirbel kopfwärts ist die Aussenzone des Medullarstrangs mehr und mehr von den Fortsätzen der ausgewachsenen Neuroblasten durchlöchert. Letztere sind inzwischen zahlreicher und ihre Auswüchse beträchtlich länger geworden.

Motorische Wurzeln sind nur bis zum vierzehnten Segment entwickelt, d. h. nur ein Segment weiter als im Stadium V, obgleich die oral gelegenen kräftiger entwickelt sind, und sie kopfwärts bis zum dritten Segment, sowie auch im fünften und sechsten, wo sie vorher fehlten, vorhanden sind. Im vierzehnten Segment tritt der Fortsatz der motorischen Zelle nur auf der linken Seite über die Grenze des Medullarstrangs. Der Zellfortsatz hat auf der anderen Seite die äussere Grenzmembran nicht durchbrochen. Eine deutlich birnförmige Zelle streckt ihren Fortsatz nur bis zur Membran aus (Fig. 11 *m. z*), in welcher übrigens eine Unterbrechung angedeutet ist, wodurch der Fortsatz jedenfalls sehr bald ausgetreten wäre. Das Nervenpaar

des dreizehnten Segments ist auf beiden Seiten weiter ausgewachsen. Die Fasern schmiegen sich der Muskelplatte an und verlaufen eine kurze Strecke ventralwärts derselben entlang. Die Fasern der zwölften und der kopfwärts davon gelegenen Segmente lassen sich bis zur ventralen Hälfte der Chorda dorsalis verfolgen. Bei mehreren von diesen Wurzeln, zum Beispiel bei der des zehnten Segments, verlaufen nicht alle Fasern gerade ventralwärts, sondern wenigstens eine biegt sich lateralwärts und stösst direct gegen die Muskelplatte, wobei das stumpfe Ende der Faser dorsalwärts abgelenkt wird. Dies stellt den Anfang des Ramus dorsalis dar. In keinem Fall war es möglich, die Nerven-Fortsätze zwischen den einzelnen Zellen der Muskelplatte hinein zu verfolgen. Im Bereich des zweiten Urwirbels, dessen motorischer Nerv beim erwachsenen Lachs schwach entwickelt ist, ist kein Nerv in diesem Stadium ausgewachsen. Auch beim ersten und beim vorübergehenden Urwirbel fehlen, wie beim Erwachsenen, eigene ventrale Wurzeln.

Die Commissurenzellen sind jetzt in Querschnitten sehr auffällig und zur genauen Beobachtung geeignet. In der Abbildung (Fig. 13 *com. z*) ist eine Zelle dargestellt, die aus der Gegend des zwölften Urwirbels stammt. Der Zellleib liegt ungefähr in der mittleren Horizontalebene des Medullarstrangs und entsendet einen kräftigen Fortsatz in ventraler Richtung. Der Fortsatz verläuft in einer geringen Entfernung von der äusseren Grenzmembran und biegt sich, der Membran entsprechend, in die Bodenplatte um; wo er nach einem kurzen queren Verlauf, etwas vor der Mittelebene in einer kleinen kolbenförmigen Verdickung (*w. k*) endigt. Dass der Fortsatz wirklich hier endigt, geht daraus hervor, dass keine Spuren von der Faser in den nächsten Schnitten zu sehen sind. Die Faser verläuft in einem Canal, der in der Substanz der Stützzellen liegt; der Canal wird nicht ganz von der Faser ausgefüllt, was aber wohl auf Schrumpfung zurückzuführen ist. Ausserhalb des Canals ist die Structur der Stützzellen unverändert geblieben. Solche Präparate, wie das vorliegende, das als typisch gelten darf, deuten mit Bestimmtheit darauf hin, dass die auswachsende Nervenfaser ihren Weg durch die Stützzellen bohrt. Commissurenfasern sind in diesem Stadium sehr zahlreich und sind zum Theil weiter gewachsen als die eben beschriebene. Im Bereich des zehnten Urwirbels ist eine

Zelle vorhanden, deren Axon quer durch die Bodenplatte hindurch verfolgt werden kann, bis es nahe zur Austrittstelle der motorischen Nerven der anderen Seite endigt.

In Bezug auf die Hinterzellen ist der wesentlichste Befund, der dieses Stadium kennzeichnet, das Auftreten der dazugehörigen peripher verlaufenden Fortsätze (Fig. 17). Diese Fortsätze entspringen von der lateralen Fläche des Zellleibs oder von einer der Strangfasern und erstrecken sich ventrolateralwärts nach der Haut zu. Der in der Fig. 17 abgebildete Schnitt, der aus dem Bereich des fünfzehnten Segments stammt, zeigt die typische Anordnung der Theile. Der periphere Fortsatz (*h. n*) ist weniger differenzirt als die Strangfasern (*h. str*) der Hinterzellen, indem er sehr dick und stumpf ist und noch auf dem protoplasmatischen Stadium steht. Neben dem Auswuchs, der direct aus dem Zellleib entspringt, ist auch ein anderer vorhanden, der von dem Hinterstrang abzweigt, d. h. einer, der nicht direct vom Zellleib, sondern von einer Strangfaser seinen Ursprung nimmt. An einigen Stellen sind die Nerven nicht so weit entwickelt wie die eben beschriebenen; manchmal brechen sie nicht aus den Grenzen des Medullarstrangs hervor, sondern verursachen an der Flügelkante nur eine Hervorwölbung desselben.

Die peripheren Nerven sind segmental angelegt. Sie verlassen das Medullarrohr dem dorsalen Ende der Myosepten gegenüber; sie verlaufen dann in den kleinen Rinnen zwischen zwei aneinander liegenden Myotomen, und richten sich gegen die Epidermis zu. Es hat daher manchmal bei flüchtiger Beobachtung den Anschein, als wenn der Nerv in dem Myotom endigte. Die peripheren Fasern sind nicht in den weit oralwärts gelegenen Segmenten vorhanden. In dem betreffenden Embryo findet sich die erste in der Gegend des neunten Segments; sie verläuft demgemäss zwischen dem achten und neunten Urwirbel peripherwärts [1]). Der am weitesten caudal gelegene gehört zum sechszehnten Segment. In allen dazwischen liegenden Segmenten sind

1) Die Nerven der Hinterzellen liegen in ungefähr derselben Querebene, wie die Spinalganglien und die motorischen Wurzeln. Sie sind also segmental. Die Myosepten verlaufen aber nicht senkrecht zur Längsaxe des Embryo, sondern von der Mitte dorsal und caudal. Demgemäss sind die Grenzen an der dorsalen Kante weiter caudal gelegen, als im Niveau der Chorda dorsalis.

die Nerven vorhanden, mit der Ausnahme rechts vom zwölften und links vom zwölften und dreizehnten Segmente. In einigen Fällen betheiligt sich nur eine einzige Zelle an der Bildung eines Segmental-Nervens; in anderen sind es sicher zwei Zellen, aber mehr als zwei habe ich nicht beobachtet. Da im Bereich eines Urwirbels oft fünf oder mehr Hinterzellen vorkommen, so ist es klar, dass weniger als die Hälfte derselben periphere Fortsätze bilden.

Stadium VII[1]).

Der Medullarstrang ist durch seine ganze Länge von der Epidermis abgeschnürt, aber in dem frei über dem Dottersack aufragenden Theil des Embryo sind keine Spuren von einer Auflockerung des Ganglienstrangs vorhanden. Die ersten Zeichen dieser Auflockerung finden sich an der Schwanzwurzel im Gebiet des vierzigsten Urwirbels, wo einige Zellen sich von der glatten Oberfläche des Medullarstrangs etwas abheben. Beim neununddreissigsten Segment sind Zellen vorhanden, die sich schon losgelöst haben, und beim fünfunddreissigsten haben einzelne Zellen sich zwischen Rückenmarksanlage und Muskelplatte hineingedrängt. Andeutungen von der Gruppirung der Zellen in Ganglien lassen sich erst im Bereich des sechsundzwanzigsten Urwirbels auffinden. Kopfwärts von dieser Stelle sind deutliche Ganglienanlagen in jedem Segment vorhanden. Die Zellen der Ganglien sind noch undifferenzirt. Die Erkennung ihrer Form wird dadurch erschwert, dass sie zusammengedrückt liegen, doch ist es sicher, nach Untersuchung mit Hülfe der stärksten Vergrösserungen, dass keine Nervenfortsätze mit diesen Zellen in Verbindung stehen, obgleich die motorischen Fasern längst differenzirt sind.

Die Wucherung des Mesenchyms, hauptsächlich von den Sklerotomen her, hat beträchtlich zugenommen. Dies erschwert in hohem Grade die genaue Verfolgung der einzelnen Zellen des Medullarstrangs. Die Auflockerung der Sklerotome hat mit dem Zusammenziehen der Ganglienzellen gleichen Schritt gehalten.

---

1) Dreiundvierzig Urwirbel sind vorhanden. Der Schwanz ragt frei über den Dottersack. Der unpaare Flossensaum hat sich in seiner ganzen Ausdehnung entwickelt, und eine Verdickung des Somatopleura deutet die Brustflosse an. Der Vornierentrichter ist noch offen. Dieses Stadium entspricht ungefähr Stadium XII von Kopsch.

Die ersten (vom Schwanz gerechnet) Mesenchymzellen, die sich zwischen Chorda dorsalis und Muskelplatte hineingedrängt haben, sind im Bereich des sechsundzwanzigsten Urwirbels, wo die am weitesten caudal gelegene Ganglienanlage sich findet. Ein Segment weiter nach dem Kopf zu reichen die Mesenchymzellen bis an die ventrale Grenze des Medullarstrangs heran, wo sie sich dicht an die motorischen Nerven anlagern.

Der Medullarstrang zeigt abgerundete Kanten, so dass er jetzt im Querschnitt fast oval erscheint. Die Flügelkante ragt nicht mehr über die Muskelplatten hervor. Der Centralcanal ist bis zum dreiunddreissigsten Segment offen, und Andeutungen von einem Canal sind bis in das Schwanzgebiet des Embryo zu verspüren. Eine Durchmusterung der Querschnittserie von dieser Gegend nach dem Kopfe zu lässt die Art und Weise der Entstehung des Canals ermitteln. Caudalwärts vom dreiunddreissigsten Urwirbel finden sich zahlreiche kleine ungefärbte Vacuolen in dem dicht neben der medialen Membran befindlichen Theil der Stützzellen und Keimzellen; sie sind zum grössten Theil, wenn nicht ausschliesslich, intra- und nicht intercellular. (Vergl. Fig. 12 und 13 *vac.*, die nach jüngeren Embryonen abgebildet sind.) Im Bereich des dreiunddreissigsten Segments ist am ventralen Ende der Medianmembran ein kleines Canälchen vorhanden, das offenbar durch Zusammenfliessen mehrerer Vacuolen entstanden ist. Der ventrale Boden des Canals ist gegen die Zellen der Bodenplatte abgerundet, der Canal läuft aber dorsalwärts in eine Spalte aus (Fig. 12 und 13 *c. c*). Weiter nach dem Kopf zu dehnt sich der Canal weiter dorsalwärts allmählich durch Zufluss neuer Vacuolen aus. Am dorsalen Ende der Medianmembran erscheint auch eine unregelmässige Spalte oder ein Canälchen im Bereich des siebzehnten Urwirbels (Fig. 18); weiter kopfwärts wird dieses deutlicher und erstreckt sich weiter ventralwärts bis in die Gegend des zehnten Segments, wo es mit dem ventralen Canälchen zusammenfliesst, um einen einheitlichen Canalis centralis zu bilden. Weiter oralwärts dehnt sich der Canal direct unterhalb der Deckplatte seitwärts aus (Fig. 4). Diese laterale Ausdehnung nimmt oralwärts bis zum vierten Ventrikel allmählich zu, dessen caudale Grenze in diesem Stadium kaum bestimmbar ist.

Die Structur der epithelialen Stützzellen des Medullarstrangs

bleibt wenig verändert (Fig. 18). Nur im Randschleier ist das Protoplasma etwas mehr durch die Zunahme der Nervenfasern durchlöchert.

Die Neuroblasten sind jetzt in der oralen Hälfte des Embryo weiter differenzirt. Ihre Substanz ist sehr feinkörnig und das faserige Netzwerk tritt nicht mehr deutlich hervor. Die Auswüchse der Zellen, die Nervenfasern, sind sehr dünn und der Zusammenhang zwischen Faser und Zelle zeigt sich nicht so klar wie im vorigen Stadium, wo die Fasern dicker und weniger zahlreich waren.

Motorische Wurzeln sind in jedem Segment, vom zweiten bis zum (einschliesslich) vierundzwanzigsten vorhanden. Die weit caudal gelegenen Wurzeln stehen auf ungefähr demselben Entwicklungsstadium wie die letzten Wurzeln im Stadium VI. Die weiter oral gelegenen zeigen, dass eine beträchtlich grössere Anzahl Vorderhornzellen sich an ihrem Aufbau betheiligt. Die Fortsätze der Zellen convergiren von allen Seiten nach der Austrittstelle der Nerven zu und, ausserhalb des Medullarstrangs gelangt, breiten sich die Nervenfasern gegen die Muskelplatte aus, wobei sich einige Fasern um die ventrale Grenze der entsprechenden Spinalganglien dorsalwärts richten, und den Ramus dorsalis bilden. Zahlreiche Mesenchymzellen, die aus den aufgelösten Sklerotomen stammen, lagern sich an die motorischen Nerven. Während die embryonalen Bindegewebszellen zwischen der Chorda dorsalis und der Muskelplatte liegen, sind sie lang ausgezogen und ihre Kerne ordnen sich parallel den Nervenfasern. Fortsätze der Zellen erstrecken sich bis zur ventralen Grenze des Medullarstrangs. Ein Strang von solchen Mesenchymzellen kann, wenn nur mit mittleren Vergrösserungen untersucht, leicht für einen Auswuchs des Medullarstrangs gehalten werden. Bei Untersuchung mit der Immersion lässt sich die Continuität der Nervenfasern und ihre Unabhängigkeit von den daneben liegenden Mesenchymzellen constatiren. Die Fasern von jedem Segmentalnerv treten als ein compactes Bündel durch ein sehr kleines Loch in der äussern Grenzmembran aus dem Medullarstrang heraus. Auswandernde Zellen sind auch in diesem Stadium nicht vorhanden.

Die bedeutendsten Fortschritte in der Entwicklung zeigen sich in den Hinterzellen. Die peripher verlaufenden Fortsätze

dieser Zellen sind zu hochgradig differenzirten Nervenfasern ge worden, die sehr scharf contourirt sind (Fig. 18, *h. n*). Die Fasern sind viel dicker und viel leichter in ihrem ganzen Verlauf zu verfolgen, als irgend welche andere Fasern des embryonalen Nervensystems. Es haften keine Bindegewebselemente an diesen Nerven, so dass eine Verwechslung von Mesenchymzellen mit dem nervenbildenden oder nervenführenden Gewebe nicht vorkommen kann. Die Fasern bestehen nur aus einem nackten Axencylinder ohne Scheiden und es ist klar, dass sie ohne Betheiligung von anderen Gewebselementen ausgewachsen sind. Die Nerven, die noch ihre metamere Anordnung aufweisen, verlassen den Medullarstrang an einer jetzt glatt abgerundeten Stelle, wo früher die Flügelkante war. Sie verlaufen über die Urwirbelkette hinaus in den kleinen Rinnen, die zwischen angrenzenden Myotomen liegen, und erreichen somit den noch von losen Zellen freien Raum, der sich zwischen Muskelplatte und Haut vorfindet. Während des ganzen Verlaufs biegen die Fasern sanft ventralwärts; einige lassen sich bis zum Niveau der Mitte der Chorda dorsalis verfolgen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Nerven für die Haut bestimmt sind, obgleich ihre Endigungsweise sich nicht klar zeigt. Nerven sind mit einigen Ausnahmen in den Segmenten vom zehnten bis zum einschliesslich fünfundzwanzigsten vorhanden. Sie fehlen scheinbar bei dem untersuchten Embryo in den dreizehnten, siebenzehnten, und zwanzigsten Metameren auf der linken Seite, und rechts fehlen sie in dem zwölften, fünfzehnten, achtzehnten und zweiundzwanzigsten. Es fehlen also im Ganzen sieben von zwei- und dreissig (sechszehn Paar) Segmentalnerven. Manchmal betheiligt sich nur eine einzige Zelle und manchmal zwei an dem Aufbau der einzelnen Nerven. Die Strangfasern, die aus den Hinterzellen entspringen (Fig. 18 *h. str*), sind länger geworden und zu ansehnlichen Bündeln vereinigt, die bei der Abwesenheit anderer Strangfasern in Querschnitten deutlich hervortreten.

An schrägen Längsschnitten gesehen, haben die meisten von den Hinterzellen sich in der Form wenig verändert. Sie sind nicht viel weiter von der Seitengrenze des Medullarstrangs abgerückt (Fig. 5). Die Kerne sind aber in fast allen Fällen rund. Das Verhalten der peripheren Fasern zu den Zellen zeigt

sich klar. Die Zellen, die diese Fasern entsenden, sind sonst den andern Hinterzellen ähnlich. Der periphere Fortsatz entspringt gewöhnlich als ein lateraler Zweig von einem der längs verlaufenden Fortsätze. In der Mehrzahl der Fälle geht der periphere Nerv von der absteigenden Strangfaser (Fig. 5 und 22), manchmal aber von der aufsteigenden (Fig. 19) ab: auch kann er als directer lateral verlaufender Fortsatz des Zellleibs entspringen (Fig. 18).

Stadium VIII [1]).

Die Spinalganglien der oralen Hälfte des Embryo treten jetzt etwas deutlicher hervor, da die dazugehörenden Zellen dicht zusammengedrängt sind. Jedes Ganglion besteht aus ca. zehn bis zwölf Zellen, die um die entsprechende motorische Wurzel gruppirt sind. Die einzelnen Zellen sind noch kaum differenzirt. Die Kerne weisen keine von den Eigenschaften von Ganglienzellenkernen auf. Der Zellleib ist etwas dick aber keine Spuren von auswachsenden Nervenfasern sind zu finden.

Die Kanten des Medullarstrangs sind vollständig abgerundet. Die Zunahme der Strangfasern fällt auf. Im oral gelegenen Theil der Rückenmarksanlage bilden diese Fasern eine vollständige, wenn auch noch dünne Schicht, die sich vom Hinterstrang bis zur Bodenplatte dicht innerhalb der äusseren Grenzmembran erstreckt (Fig. 6). Diese Fasern, wie auch die Commissurenfasern, sind sehr fein geworden, und der Verlauf der einzelnen ist an Sublimatpräparaten sehr schwer oder unmöglich zu verfolgen.

Motorische Nerven sind in allen Segmenten, vom zweiten bis zum fünfunddreissigsten, entwickelt, d. h. ungefähr durch das ganze Rumpfgebiet. Es haben keine bemerkenswerthen Fortschritte in der Entwicklung der einzelnen Nervenwurzeln stattgefunden.

Viele von den Hinterzellen sind schon beträchtlich von

1) Die Anzahl der Urwirbel beträgt einundfünfzig. Eine deutliche Brustflossenanlage, jedoch noch ohne Flossensaum, ist vorhanden. Der Embryonalleib bezw. Schwanz ist vom dreiunddreissigsten Segment an vom Dottersack abgefaltet. Der Vornierentrichter ist gegen die Leibeshöhle geschlossen. Das betreffende Stadium ist weiter entwickelt als das Stadium XII von Kopsch.

ihrer ursprünglichen Stelle weggerückt. Sie liegen noch direct innerhalb der Grenzmembran, sind aber näher zur dorsalen Mittellinie des Medullarstrangs als vorher (Fig. 6. *h. z*). Der Zellleib ist bedeutend in der Querebene ausgezogen, denn die in Verbindung mit den Zellen stehenden Strangfasern bleiben noch in ihrer ursprünglichen Bahn (*h. str*). An Längsschnitten ist es zu constatiren, dass die Strangfasern aus dem distalen Ende des ausgezogenen, aber noch dick gebliebenen Zellleibs hervorgehen so dass die Zelle jetzt fast unipolar geworden ist (vergl. Fig. 25, die nach einem älteren Embryo gezeichnet ist). Andere Strangzellen, die kleiner sind als die Hinterzellen, zeigen ein ähnliches Verhalten (Fig. 20). Es giebt auch Hinterzellen, die nur einen einzigen Fortsatz haben (Fig. 21); diese Zellen sind birnförmig, spitzen sich in schräger Richtung nach aussen zu, um sich in eine Strangfaser fortzusetzen, die entweder oralwärts oder caudalwärts verläuft.

Eine grosse Anzahl von peripheren Nerven, die aus den Hinterzellen entspringen, ist jetzt vorhanden. In einem Embryo entspricht der erste Nerv dem zehnten Segment, während der letzte in dem Bereich des neununddreissigsten Segments, d. h. an der Schwanzwurzel, liegt. Dieser Theil des Embryo ist von dem Dottersack schon abgefaltet. Die Nerven gehen vom Medullarstrang nur an den Stellen ab, die den dorsalen Enden der Myosepten entsprechen, aber sie fehlen, wie in den früheren Stadien, in mehreren Segmenten. Die Fasern selbst sind noch sehr scharf contourirt und besitzen in ihrem ganzen Verlauf keine Hüllen. Sie treten oft so deutlich hervor, dass sie fast wie ein Fremdkörper, ein Faden, aussehen (Fig. 6 *h. n*); ich habe solche Fasern bis in die Bauchwandung hinein, jedoch nie bis in die Dotterhaut verfolgen können. Nach der Peripherie zu wird der Nerv dünner. Bisweilen theilt er sich in zwei ansehnliche Aeste; sonst werden scheinbar nur kleine Zweige abgegeben, die sich aber nicht mit genügender Sicherheit von Gerinnselfäden unterscheiden lassen.

Dann und wann giebt es grosse Nervenzellen, offenbar Hinterzellen, die ausserhalb des Verbandes des Medullarstrangs, aber in nächster Nähe der Flügelkante sich finden. In jedem von drei verschiedenen Embryonen aus diesem Entwicklungsstadium ist eine solche Zelle vorhanden. Jede entsendet einen

peripher verlaufenden Nervenfortsatz. Dieses sind wohl Zellen, die aus dem Rückenmark gewandert sind, aber die Spinalganglien nicht erreicht haben. Sie haben sich an einem atypischen Ort differenzirt.

Stadium IX[1]).

Die Spinalganglienzellen bleiben noch zum grössten Theil undifferenzirt, obgleich die Anzahl der Zellen in den einzelnen Ganglien zugenommen hat. Nur in einigen von den am weitesten in der Entwicklung fortgeschrittenen Ganglien sind die Kerne der Zellen deutlich rund geworden und enthalten ein scharfes rundes Kernkörperchen. Noch sind keine Nervenfasern in Verbindung mit diesen Zellen vorhanden.

Das typische Verhalten von Spinalganglion und motorischer Wurzel lässt sich an dem in Fig. 4 abgebildeten Schnitt übersehen. An der linken Seite der Figur (rechter Seite vom Embryo) breitet sich der motorische Nerv aus, indem sich einige Fasern ventral und einige dorsal (*r. d*) richten. Letztere wenden sich um einen Zellhaufen, das Spinalganglion, das doso-lateral zur motorischen Wurzel liegt. Der Haupttheil des Ganglions findet sich im nächsten weiter caudal gelegenen Schnitt. Dies deutet schon die Lagebeziehung des Ganglions zur Wurzel beim erwachsenen Lachs an. Das Ganglion, sowie der motorische Nerv sind von Mesenchymzellen umgeben. Auf der rechten Seite der Figur ist der Zusammenhang der motorischen Nerven (*r. w*) mit den Vorderhornzellen (*m. z*) dargestellt.

An schrägen Längsschnitten gesehen, convergiren die Axonen der motorischen Zellen gegen die Austrittstelle der Wurzel. Einige Fasern verlaufen sogar in der reinen Längsrichtung, ehe sie über die Grenze des Medullarrohrs treten. Die motorischen Fasern lassen sich in Querschnitten, an günstig getroffenen Stellen, fast bis zur ventralen Grenze der Muskelplatten verfolgen. Sie sind jedoch sehr dünn, und ihre wachsenden Enden sind nicht mehr mit Sicherheit nachzuweisen.

Die Stützzellen, die sich beträchtlich vermehrt haben, sind

1) Dreiundsechzig Urwirbel sind vorhanden. Die Brustflosse besitzt einen deutlichen Flossensaum. Die Anlage der Sinnesorgane der Seitenlinie erstreckt sich bis zur caudalen Grenze des sechsten Urwirbels.

jetzt faserartig mit einer mittleren vom Kern verursachten Anschwellung. Die Zellsubstanz ist so stark zusammengedrückt, dass wenig mehr von ihrem Fadennetz und den Körnchen zu sehen ist. Die Zellen haben die Form der ausgebildeten Ependymzellen. Die Fasern erstrecken zich radiär durch die weisse Substanz bis zur äusseren Grenzmembran und theilen durch ihre Verästelungen die längs verlaufenden Nervenfasern in Bündel. Diese Strangfasern sind zahlreich und bilden eine bestimmte Schicht (*r. s.*) im Medullarstrang.

Die Hinterzellen sind durchschnittlich näher zur dorsalen Mittellinie des Medullarrohrs gerückt als im vorigen Stadium. Einige wenige Zellen, im ganzen Embryo drei, liegen sogar in der Mittelebene. Die Hinterstränge bleiben noch in ihrer ursprünglichen Lage, im lateralen Theil des Medullarrohrs. Die Hinterzellen spitzen sich peripherwärts nach diesem Hinterstrang zu und die Fortsätze der einzelnen Zellen theilen sich, um in die Strangfasern umzubiegen. Bei den meisten Hinterzellen ist auch etwas Zellprotoplasma an der medialen Seite des Kerns angehäuft. Die Lage der Hinterzellen, sowie ihre Gestalt, weisen viele individuelle Unterschiede auf. Einige sind sogar ganz an der Seite des Rückenmarks geblieben, so dass bisweilen an einem Querschnitt zwei Hinterzellen nebeneinander auf derselben Körperseite liegen. Ausser diesen individuellen Verschiedenheiten ist es klar, dass andere vorhanden sind, die von der Form des Medullarrohrs abhängen. Dort wo die dünne breite Deckplatte besteht, in diesem Stadium vom Kopf bis zum zwölften Urwirbel, sind die Zellen nicht so weit aufgerückt wie weiter caudal, wo der Central-Canal eng und die Deckplatte verhältnissmässig dick ist. Eine Zählung der Zellen in elf aufeinander folgenden Segmenten (fünften bis fünfzehnten) zeigt eine Durchschnittszahl per Segment von vier Zellen auf jeder Seite. Die Zahl variirt in den einzelnen Segmenten von vier bis acht.

Bezüglich der Ausbildung der von den Hinterzellen entspringenden Nerven ist nichts wichtiges zu berichten. Der am weitesten oral gelegene entspricht dem motorischen Nerv des siebten Urwirbels; von hier aber bis zum fünfzehnten Segment fehlen eine Anzahl Nerven. Caudalwärts vom fünfzehnten treten sie regelmässiger auf. Ihr peripherer Verlauf ist jetzt kaum so leicht zu verfolgen, da die Fasern sich etwas mehr zu schlängeln

scheinen. Es ist von Wichtigkeit zu merken, dass diese Nerven noch die einzigen sensiblen peripheren Nerven sind, die im Rumpf des Embryo entwickelt sind.

Stadium X[1]).

Die Spinalganglien sind noch ohne Faserverbindung mit dem Rückenmark, obgleich die Ganglienzellen zum Theil spindelförmig geworden sind, und deutlicher hervortreten als vorher. Die Form der einzelnen Zellen ist aber nur in den günstigsten Fällen zu bestimmen, da die Elemente stark aneinander gedrängt sind.

Dieses Stadium zeichnet sich durch das Auftreten von Zellen im Rückenmark aus, die in nächster Nähe zur Austrittsstelle der motorischen Nerven liegen. Diese Zellen sind ausserhalb der anderen Neuroblasten der Mantelschicht in der weissen Substanz eingebettet. Am Austritt von drei verschiedenen motorischen Wurzeln, der fünften bis siebenten, sind solche Zellen vorhanden, und zwar entweder eine oder zwei Zellen im Bereich von jedem Nerv. Ausser diesen giebt es keine anderen Zellen im Medullarstrang, die von der weissen Substanz umgeben sind. Die betreffenden Zellen sind rund oder oval mit wenig Protoplasma und ohne nachweisbare Fortsätze. Sie haben den Habitus von undifferenzirten Neuroblasten.

Stadium XI[2]).

Dieses Stadium kennzeichnet sich durch das Auftreten der sensiblen Wurzeln und Spinalnerven. Einzelne von den Ganglienzellen sind spindelförmig; der dorsal gerichtete Fortsatz dieser Zellen spitzt sich in eine Faser zu, die die äussere Grenzmembran des Medullarrohrs durchbricht. Die Eintrittstelle des Nervs findet sich kaum dorsal von der dorsalen Grenze des Ganglions; sie ist ungefähr in der mittleren Horizontalebene des Medullarrohrs.

1) Die Brustflossenanlage ragt bis zur halben Höhe der Urwirbel empor. Die Breite der Anlage an der Basis gleicht ihrer Höhe. Die Anlage der Sinnesorgane der Seitenlinie reicht bis an die caudale Grenze des zehnten Segments.

2) Die Brustflossenanlage reicht bis zum Niveau der dorsalen Urwirbelkante; doch hat keine Sonderung der verschiedenen Gebilde- oder Gewebsdifferenzirung stattgefunden. Die Anlage der Seitenlinienorgane ist bis zur caudalen Hälfte des dreizehnten Segments gewachsen.

Innerhalb der Membran verlieren sich die Wurzelfasern im Hinterstrang (vergl. Fig. 14, die nach einem älteren Embryo gezeichnet ist). Die Achse der Spinalganglienzellen ist nicht senkrecht zur Längsachse des Embryo, sondern verläuft dorsal und etwas caudal, sodass das ganze Verhalten der Zelle zur Faser besser an Schnitten zu sehen ist, die zur Querebene etwas geneigt sind. Die einzelnen Ganglienzellen liegen dicht zusammen, und das Ganze ist von Mesenchymzellen umgeben. Dies erschwert die genaue Ermittelung der Verhältnisse. Zwei Punkte in Betreff der sensiblen Wurzeln sind hervorzuheben. Sie treten in das Medullarrohr an einer Stelle, die von dem Ursprungsherde der Zellen weit entfernt ist; und sie bilden sich erst dann aus, nachdem die motorischen Wurzeln und die Hinternerven längst vorhanden sind.

Die motorischen Wurzeln sind kräftig entwickelt. Was aber besonders auffällt, ist die Regelmässigkeit des Auftretens der Zellen, die an der Austrittstelle dieser Nerven liegen. Oft giebt es Zellen, die theils innerhalb, theils ausserhalb der äusseren Grenzmembran des Medullarrohrs liegen, und da das Loch in der Membran sehr klein ist, so sind die Kerne solcher Zellen oft ganz verunstaltet, um hindurch zu kommen. Auch sind hier und da Zellen zu finden, die ganz ausserhalb des Medullarrohrs liegen, vollständig von den motorischen Wurzelfasern umgeben. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass es sich hier um Zellen handelt, die aus dem Centralnervensystem herauswandern. Sie sind wahrscheinlich als motorische Elemente des Sympathicus zu deuten.

Die Lage der Hinterzellen im Medullarrohr ist noch wie vorher verschieden; es finden sich demgemäss recht verschieden gestaltete Zellen, die auch oft neben einander liegen. Diejenigen, die noch nahe zur lateralen Fläche des Medullarrohrs gelegen sind, sind kaum, was ihre äussere Form betrifft, weiter ausgebildet als einige der Zellen bei einem Embryo im Stadium V. Das Zellprotoplasma und die Nervenfortsätze sind jedoch viel weiter differenzirt. Der Zellleib von solchen Zellen erscheint in schrägen Längsschnitten etwas in die Querebene ausgezogen, aber noch plump (Fig. 25 bei *a*). Die beiden Ausläufer entspringen vom lateralen Theil des Zellleibs und schlagen unmittelbar die Hauptrichtung ihres Verlaufs ein. In anderen

Worten, der Zellleib ist nach der Medianebene zu gewachsen, aber als Ganzes nicht von der Stelle gerückt. Der Kern nimmt eine excentrische Stellung nahe zur medialen Zellwand ein; medialwärts davon findet sich eine abgerundete Ausbuchtung des Zellprotoplasmas. Eine andere daneben liegende Zelle (Figur 25 *b*), die aus der Gegend des neunzehnten Segments stammt, ist etwas weiter fortgeschritten. Der Zellleib ist stärker ausgezogen und ist innerhalb der Abgangsstelle der Fasern etwas eingeschnürt. Die Fortsätze entspringen von der lateralen Spitze der Zelle und wenden sich zunächst lateralwärts, um gleich in die Längsbahn einzubiegen. Eine dritte Zelle, die aus dem Gebiet der vierzehnten Myotom stammt, weist eine weitere Formumwandlung auf (Figur 26). Der Längsdurchmesser dieser Zelle (entsprechend dem Querdurchmesser des Embryonalkörpers) ist fast doppelt so lang wie der der zuerst beschriebenen Zelle. Der Zellleib ist also mächtig ausgezogen, und reicht nicht weiter als halbwegs nach der Mittelebene zu; peripherwärts ist er deutlich eingeschnürt. Am lateralen Ende des dünnen Theils entspringen die zwei Strangfasern. Es ist, als wenn ein dicker Seitenausläufer sich in zwei Längsausläufer T-förmig theilt. Der Anfang der Fasern ist dick und protoplasmatisch geblieben; erst etwas von der Theilungsstelle entfernt werden sie dünn und nehmen die Charakteristik einer Nervenfaser an.

Die feinere Structur des Zellprotoplasmas hat seit dem vorhin beschriebenen Stadium eine Umbildung erfahren. Der Haupttheil davon ist jetzt feinkörnig, das Fadennetzwerk ist undeutlich geworden. Dagegen sind gröbere chromophile Körper (Fig. 25 und 26 *chr*) aufgetreten, die hauptsächlich in bestimmten Theilen des Zellleibs eingelagert sind. Der Hof um den Kern ist meistens homogen und frei davon; der mediale Theil des Zellleibs enthält eine Menge solcher Körper, und auch im lateralen Theil der Zelle findet sich eine Ansammlung dunkel gefärbten Materials, das den Ursprung einer von den Fasern durchquert (Fig. 25). Einzelne Körner finden sich im protoplasmatischen Theil der Fasern selber. In den Zellen, die weiter differenzirt sind (Fig. 26), scheinen die chromophilen Körper in den Zellleib gezogen zu sein; die Ausläufer sind dann frei davon.

Die peripheren Nerven der Hinterzellen lassen sich auch in diesem Stadium constatiren, obgleich die Verhältnisse nicht

mehr so klar zu Tage treten wie zuvor. Man findet sie zwar, wenn auch in scheinbar verminderter Zahl, an derselben Stelle, d. h. zwischen Myotom und Epidermis; doch ist die Verbindung zwischen Faser und Zelle nicht mehr klar, was sich dadurch erklären lässt, dass das Mesenchymgewebe, besonders als Rückenmarkshüllen, sehr stark zugenommen hat.

Aeltere Stadien[1]).

Bei Embryonen von vier- bis achtundvierzig Tagen sind ungefähr alle Hinterzellen an ihrer definitiven Lage angelangt. Auch in der Gegend der Brustflosse, wo die Deckplatte jetzt verdickt ist, sind die Zellen bis an die dorsale Mittellinie des Medullarrohrs herangerückt. Einzelne Zellen bleiben aber hier und da an der Seite des Marks zurück, wo man einige auch in allen älteren Embryonen findet. Besonders in der Schwanzregion kommen solche Zellen vor. Die Anordnung der ausgebildeten Hinterzellen lässt sich in einer Frontalschnittserie eines Embryo von zweiundfünfzig Tagen übersehen[2]). Viele von den Zellen liegen in der Mittelebene des Marks, während andere sich lateralwärts hiervon befinden. Bisweilen finden sich drei nebeneinander in einer Querebene. Trotz dieser Unregelmässigkeiten bilden die Zellen im allgemeinen eine doppelte Längsreihe. Die Anzahl Hinterzellen beträgt durchschnittlich etwas über sieben per Metamer auf beiden Seiten zusammen. Sie sind nicht gleichmässig vertheilt; vom vierten bis zum (einschliesslich) achten Segment ist die Durchschnittszahl nicht ganz fünf, während sie vom neunten bis sechszehnten (incl.) neun ist; letztere sind aber nicht gleich auf beide Körperseiten vertheilt; rechts sind nämlich fünf im Durchschnitt, und links nur vier. Diese Zahlen variiren beträchtlich bei verschiedenen Embryonen. Oralwärts vom vierten Myotom sind in keinen älteren Embryonen Hinterzellen vorhanden. Der Occipitalknorpel erstreckt sich bis zum Anfang des dritten bleibenden Myotom; zwischen dem dritten und vierten liegt der kleine sogenannte Occipitalwirbelbogen. Demgemäss

1) Die Beschreibung dieser Stadien betrifft nur die Hinterzellen; es scheint daher unzweckmässig, sie zu nummeriren.

2) Die unpaaren Flossen treten als besondere Verdickungen des Flossensaumes hervor. Muskelknospen wachsen in die Anlagen der Rücken- und Afterflossen. Die Länge des Embryo beträgt 11 mm.

giebt es keine Rohon'sche Hinterzellen in dem Theil des Centralnervensystems, der zum Kopf gehört.

An ihrer endgültigen Lage angelangt, erscheinen die Hinterzellen jetzt in ihrer fertigen Form. Der Zellleib ist rund oder birnförmig, und enthält einen excentrisch gelegenen runden Kern (Figur 28). Die Zellen sind von einer auffallenden Grösse; der Durchmesser beträgt ca. 25 μ, und der des Kerns 12 μ. Von einer Seite des Zellleibs erstreckt sich ein kräftiger protoplasmatischer Fortsatz, der die jetzt lang ausgezogene Verbindung zwischen Zellleib und Strangfasern darstellt. Dieser Fortsatz verläuft manchmal gerade in der Querebene, oder manchmal schräg oder geschlängelt. Er lässt sich an reinen Frontalschnitten bis zu einer Entfernung verfolgen, die den Durchmesser des Zellleibs um die Hälfte übertrifft; da die Faser sich allmählich ventralwärts biegt, um die Hinterstränge zu erreichen (Figur 32), so ist es unmöglich, den ganzen Verlauf an solchen Schnitten zu verfolgen. Auch an schrägen Längsschnitten ist es schwierig, denn in der Mehrzahl der Fälle macht die Faser einen der Oberfläche des Rückenmarks entsprechenden Bogen. Dies zeigt sich leicht an Querschnitten (Fig. 32). Einige Fortsätze verlaufen aber nicht im Arcus der Gewölbe, sondern schneiden gerade durch, und sind an allen Seiten von Stützzellen umgeben. Eine solche Zelle, die aus der Schwanzgegend eines Embryo von vierundfünfzig Tagen stammt, wird in Fig. 27 abgebildet. Diese Zelle ist fast bis an die Mittelebene des Körpers gerückt, und die Theilung des Querfortsatzes in eine auf- und ein absteigende Strangfaser lässt sich deutlich constatiren. Während die grosse Mehrheit der Hinterzellen unipolar ist, so finden sich hier und da einzelne Zellen, die neben dem Querausläufer auch einen directen Längsausläufer abgeben. Es giebt eine Anzahl Zellen, die einen zweiten Querausläufer entsenden, der sich nach der entgegengesetzten Körperseite begiebt; derartige Zellen sind am häufigsten in der Schwanzgegend vorhanden; sie liegen etwas von der Mittelebene des Körpers entfernt, und der Fortsatz verläuft dorsal-medialwärts, um die andere Seite des Marks zu erreichen. Sie sind wohl die im Stadium V beschriebenen Zellen (Fig. 31) in ausgebildeter Form. Dendritische Ausläufer sind nicht mit den von mir angewandten Methoden nachzuweisen. Der Körper der Zellen scheint im Gegentheil glatt und abgerundet.

Was die feinere Structur der Hinterzellen anbelangt, so ist sie wenig mehr verändert. Der Kern ist von einem hellen Hof umgeben, der aus feinkörnigem Protoplasma besteht. Die chromophilen Körper bleiben an der Peripherie der Zelle und bilden manchmal eine förmliche Hülle; in anderen Fällen liegen sie hauptsächlich in grösseren Haufen, die bestimmte Ausbuchtungen des Zellleibs einnehmen (Fig. 27 und 28).

Die aus den Hinterzellen entspringenden peripheren Nerven entgehen in diesen späteren Stadien der Beobachtung; wenigstens nach Fixirung in Sublimat-Essigsäure oder Chromo-osmo-Essigsäure kommen sie nicht zum Vorschein. Da sie mittelst Golgi'scher Imprägnirung von Van Gehuchten (96) an älteren Embryonen nachgewiesen worden sind, nehme ich an, dass ihr scheinbares Fehlen an meinem Material auf die Methoden zurückzuführen ist. Die Zunahme des Mesenchymgewebes und das Auftreten von Bindegewebsfasern liefern eine genügende Erklärung dafür.

Bei einer jungen Larve von ca. 5 Monaten, bei welcher der Dottervorrath fast aufgebraucht war, befinden sich die Hinterzellen fast ausnahmslos in einem Zustande der Degeneration. Das Zellprotoplasma ist jetzt homogen. Der Zellleib ist stark zusammengeschrumpft (Fig. 29 und 30). Die Zellkerne sind theilweise noch rund, aber in Fällen, wo die Degeneration weiter fortgeschritten ist, erscheint der Kern eingedrückt und unregelmässig.

Aelteres Lachsmaterial steht mir nicht zur Verfügung. Bei einer jungen Regenbogenforelle (S. irideus) von einer Länge von 2.5 cm, bei welcher der Dotter schon längere Zeit aufgebraucht war, sind hier und da nur Spuren von eingeschrumpften Zellen in der Lage zu finden, wo früher die Hinterzellen waren. Diese sind wohl als Reste der degenerirten Hinterzellen aufufassen.

II. Abschnitt.

Verlauf der Entwicklung im Einzelnen.

1. Die Beziehungen zwischen Medullarstrang, Ganglienstrang und Epidermis.

Es ist nicht die Absicht, an dieser Stelle auf die Details der ersten Entwicklung des Centralnervensystems einzugehen, denn hierüber liegen schon genaue Angaben vor. Der Ganglien-

strang steht aber in solch intimen Beziehungen zu den Anlagen des Rückenmarks bezw. des Gehirns zur Zeit der Sonderung dieser Gebilde vom embryonalen Ectoderm, dass dieser Vorgang nicht unberücksichtigt gelassen werden kann.

Zunächst werden die Entwicklungsvorgänge im Rumpfgebiet beschrieben werden. Nachdem die breite Verdickung des Ectoderms, die Axenplatte (Götte), sich in einen soliden Zellstrang umgewandelt hat, der in die Tiefe zwischen den Mesodermstreifen hineinragt, steht dieser Medullarstrang an jeder Seite noch mit der Grundschicht der Epidermis in continuirlicher Verbindung (Fig. 1); beide Gebilde sind von einer dünnen Deckschicht (*d. s*) überzogen, die, wie Götte (78) nachgewiesen hat, sich nicht an dem Aufbau des Nervensystems betheiligt. Zu dieser Zeit sind keine Spuren eines selbständigen Ganglienstrangs zu finden, obgleich die Zellen (Fig. 1 *g. str*) am Uebergang zwischen Medullarstrang und dünnem Ectoderm, nach der weiteren Entwickelung zu schliessen, den Ganglienstrang darstellen. Die eigentliche Trennung des Medullarstrangs sammt Ganglienstrang[1]) vom übrigen Ectoderm wird nun eingeleitet, indem die Grundschicht allmählich von beiden Seiten nach der Mittelebene vorwächst. Hierdurch bildet sich an der Stelle der sanften Umbiegung (Fig. 1 *u*) eine immer tiefer und schärfer werdende Rinne, die dann zum ersten Mal die Grenze zwischen Epidermis und Anlage des Nervensystems scharf bezeichnet (Fig. 7 *u*). Eine Zeit lang ragt der Medullarstrang noch in der Mitte gegen die Deckschicht empor; aber schliesslich stossen die Zellen der Grundschicht, von beiden Seiten herkommend, in der Mittelebene zusammen und vollenden die Abschnürung des Medullarstrangs (Fig. 8). Durch das Heraufrücken der Epidermisgrundschicht von beiden Seiten, welches gleichzeitig mit der fortgesetzten Einfaltung der obersten Zellen des Medullarstrangs geschieht, werden die Uebergangszellen, aus denen der Ganglienstrang hervorgeht, etwas weiter nach der Mitte zu gezogen, sodass sie am Ende oben auf dem Medullarstrang liegen (Fig. 7 und 8 *g. str*), obgleich man selbst nach vollzogener Abschnürung der Anlage noch keinen discreten Ganglienstrang unterscheiden kann.

1) Da zuerst der Ganglienstrang mit dem Medullarstrang eine einheitliche Anlage bildet, werde ich die gesammte Anlage einfach als Medullarstrang bezeichnen.

Im Kopf sind die Entwickelungsvorgänge insofern hiervon abweichend, als sehr früh eine zweite Verdickung des Ectoderms zu beiden Seiten der noch flachen Axenplatte auftritt, wie Götte, Hoffmann und Goronowitsch schon beschrieben haben. Diese Verdickung ist die Anlage der Kopfganglien; sie ist zunächst durch eine Rinne von der Medullarplatte abgegrenzt[1]). Mit der Umwandlung der breiten Medullarplatte in den Gehirnstrang, der sich in die Tiefe einfaltet, rücken die beiden seitlichen Verdickungen nach der Mittelebene zu, bis sie daselbst zusammenstossen und einen unpaaren Ganglienstrang bilden, der dann auf dem Medullarstrang liegt und eine Stellung zwischen letzterem und der Haut einnimmt (Textfig. 5). Der Ganglienstrang des Kopfes ist aber nicht ein continuirliches Ganzes; hinter der Gegend der Augenblase besteht er aus drei der Länge nach geordneten Zellhaufen, den Anlagen des Trigeminus, des Acustico-Facialis und des Glossopharyngeo-Vagus[2]). Bis zu diesem Zeitpunkt sind die Ganglienanlagen bloss von der Deckschicht der Epidermis überzogen. Lateralwärts gehen sie continuirlich in die Grundschicht über. Später werden sie, wie der Medullarstrang des Rumpfes, durch einen von der Seite her vorschreitenden Abschnürungsvorgang von der Grundschicht getrennt.

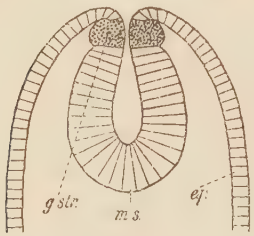
Ueber die Trennung der Anlage des Nervensystems von der Haut bei Knochenfischen weichen die obigen Angaben mehr oder weniger von den früheren Beschreibungen ab; die Auffassung des Vorgangs als Abfaltung ist bisher nicht hinreichend betont worden. Götte betrachtet die Trennung als eine Delamination, wobei die ganze oberste Zellschicht der Axenplatte sich in die Grundschicht der Epidermis verwandeln

---

1) Götte (78, p. 157) hat diese Verdickung zuerst genau beschrieben, aber wie Hoffmann (83, p. 50) und Goronowitsch (85, p. 427) gezeigt haben, hat er ihr Schicksal nicht richtig erkannt. Götte hat die Verdickung nämlich als Sinnesplatte bezeichnet und als Anlage der Kopfsinnesorgane gedeutet, während sie nach Hoffmann wirklich die Anlage der Ganglien ist.

2) Hoffmann (83) giebt eine kurze Beschreibung der Entwicklung der Ganglienanlagen des Kopfes. Goronowitsch (88) bildet eine Reconstruction des Gehirns und Ganglienstrangs eines Lachsembryo in ungefähr diesem Stadium ab.

soll [1]), eine Ansicht, der Hoffmann beistimmt [2]). Freilich haben schon Goronowitsch [3]) und besonders Henneguy [4]) darauf hingewiesen, dass die Trennung des Medullarstrangs von der Haut an der Seite beginnt und allmählich nach der Mitte zu fortschreitet. Henneguy meint jedoch, dass die obersten Zellen des Medullarstrangs von den übrigen als Grundschicht der Haut getrennt werden [5]). Nach meinen Beobachtungen, wie oben angegeben, entspricht dies aber nicht dem Thatbestand.



Textfig. 1.
Querschnitt durch das Nervensystem eines Selachierembryos vor dem Schluss des Medullarrohrs. *e.p.* = Epidermis; *g.str.* = Ganglienstrang; *m.s.* = Medullarrohr. Schematisirt nach Beard.

Für die Vergleichung der Befunde bei den Teleostiern mit denen bei den Selachiern und den meisten übrigen Wirbelthieren ist

1) Hierüber schreibt Götte (78, p. 148): „Der Vergleich von Querdurchschnitten verschieden alter Keime überzeugt aber, dass die breite Anschwellung, welche ich die Axenplatte nenne, und welche mehrere Zellenlagen übereinander enthält, sich allmählich so vollständig in die mediane Anlage des Centralnervensystems zusammenzieht, dass jederseits unter der Deckschicht davon nur eine einfache Zellenlage als Grundschicht der Oberhaut zurückbleibt."

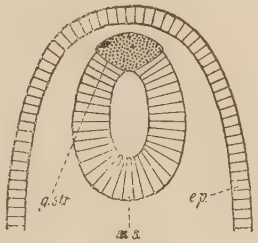
2) Hoffmann (83, p. 13) sagt ausdrücklich, dass die oberste Lage zur Grundschicht wird, wie er es auch in seinen Abbildungen darstellt. Er zeichnet (z. B. in Fig. 1, Taf. III) eine regelmässige Schicht von cubischen Zellen, die die ganze Medullarplatte überzieht und lateralwärts in die Grundschicht des Ectoderms continuirlich übergeht. Die Zeichnungen von Hoffmann sind aber sehr schematisch gehalten und entsprechen dem thatsächlichen Verhalten nicht, denn die Grundschicht biegt, statt die Medullarplatte zu bedecken, in diesem Stadium in sie ein. Die obersten Zellen sind, wie Henneguy gegen Hoffmann zutreffend einwendet, unregelmässig gelagert.

3) Goronowitsch (85) p. 421.

4) Henneguy (88) p. 537.

5) Die Worte von Henneguy lauten folgenderweise (p. 538) „Les lignes de séparation de l'ectoderme et de l'axe nerveux s'avancent à la rencontre l'une de l'autre au dessous de la rangée superficielles des cellules ectodermiques et lorsqu'elles se sont rejoint sur la ligne médiane, le système nerveux central est alors séparé et nettement différencié de l'ectoderme." Diese Trennungslinie die Henneguy

es wichtig, den Abtrennungsvorgang als Abschnürung aufzufassen, da die Entwicklung bei allen genau untersuchten Formen sich auf diese Weise abspielt. Die Beziehungen zwischen Ganglienstrang und Medullarrohr treten bei manchen anderen Wirbelthieren viel klarer hervor als bei den Teleostiern. Bei Selachiern, dem Hühnchen u. s. w. ist der Ganglienstrang nach His, Beard und Anderen schon bei offener Medullarrinne abgegrenzt und bildet einen besonderen Strang an dem Uebergang zwischen Epidermis und der Medullarwulst [1]) (Textfig. 1). Er ist also paarig angelegt. Nach Vollendung des Abfaltungsvorgangs stösst der Ganglienstrang der beiden Körperseiten in der Mittelebene zusammen und bildet einen langen keilförmigen unpaaren Zellstrang, der dorsal das Medullarrohr schliesst (Textfig. 2). Im Rumpfgebiet des Embryo ist die Abgrenzung des Ganglienstrangs gegen das eigentliche Medullarrohr nicht immer leicht zu unterscheiden, aber im Kopf, wo der Ganglienstrang kräftiger entwickelt ist, tritt sie schon sehr früh und deutlich hervor.



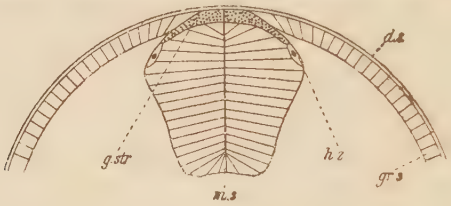
Textfig. 2.
Querschnitt durch das Nervensystem eines Selachierembryo nach dem Schluss des Medullarrohrs. Bezeichnungen wie in Figur 1. Schematisirt nach Beard.

Diese Entwicklungsvorgänge sind beim Teleostierembryo dadurch beeinflusst, dass der Ganglienstrang nur schwach entwickelt ist und dass das Centralnervensystem solide angelegt wird. Die Medullarrinne verstreicht hier sehr früh, und damit berühren sich in der Mittelebene die Medullarwülste der beiden Seiten, wie auch die paarigen Anlagen der Ganglien, die noch keine Abgrenzung gegen die Rückenmarksanlage aufweisen

in seiner Fig. 95 abbildet, ist, wie ich hervorheben möchte, die Grenze zwischen der Gehirnanlage und den Acusticusganglien und nicht die zwischen Haut und Nervensystem. Letztere Trennung wird später eingeleitet und ist von Henneguy nicht näher beschrieben worden.

1) Es liegt keine Veranlassung vor, an dieser Stelle auf die Einzelheiten dieser einst verwickelten Streitfrage einzugehen. Hierfür mag auf die Arbeiten von His (68 und 79), Balfour (75), Marshall (77), Beard (89) und v. Lenhossék (91) verwiesen werden. Letztgenannte Arbeit enthält eine vortreffliche historische Uebersicht.

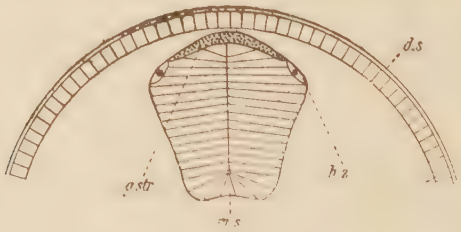
(Textfig. 3). Der Centralcanal entsteht dann erst secundär, wird aber zunächst durch eine verticale Membran vertreten, die im Querschnitt zackig erscheint und in der Mittelebene des Embryonalkörpers verläuft. Die Deckschicht des Ectoderms



Textfig. 3.

Schematischer Querschnitt durch das Nervensystem des Rumpfes eines Teleostierembryo vor vollendeter Abfaltung des Medullarstrangs. *d. s.* = Deckschicht der Epidermis; *gr. s.* = Grundschicht der Epidermis; *g. str.* = Ganglienstrang; *h. z.* = Hinterzelle; *m. s.* = Medullarstrang.

überzieht den Ganglienstrang. Trotzdem der Ganglienstrang recht platt auf einem verhältnissmässig breiten Medullarstrang gedrückt liegt, ist es ersichtlich, dass die Lagebeziehungen der drei ectodermalen Gebilde, Grundschicht der Haut, Ganglienstrang und Medullarstrang, zu einander dieselben sind wie bei dem Selachierembryo. Dasselbe gilt auch für das spätere Stadium, wo die Abfaltung des Medullarstrangs sammt Ganglienstrang von der Haut vollendet ist (Textfig. 4). Im Rumpftheil des Lachsembroys ist der Ganglienstrang zu dieser Zeit noch nicht vom Medullarstrang abgegrenzt, und hierdurch unterscheidet sich

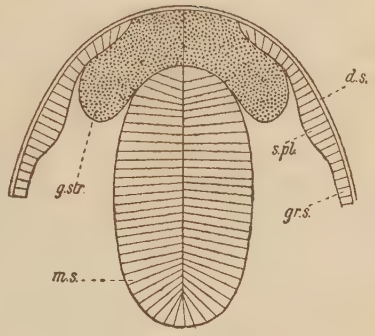


Textfig. 4.

Schematischer Querschnitt durch das Nervensystem des Rumpfes eines Teleostierembryo nach der Abfaltung von der Haut. Bezeichnungen wie in Fig. 3.

der Knochenfischembryo von den Selachiern und gewissen anderen Wirbelthieren. Medullarstrang und Ganglienstrang bilden zusammen eine compacte, scharf abgegrenzte Zellmasse, obschon die obersten Zellen (Ganglienstrang) sich durch eine weniger regel-

mässige Anordnung auszeichnen. Die Unscheinbarkeit des Ganglienstrangs beruht, wie oben bemerkt, auf der geringen Anzahl der darin enthaltenen Zellen denn im Kopf, wo die Ganglienanlagen stark entwickelt sind, sind sie als gesonderte Zellhaufen sehr viel früher zu unterscheiden (Textfigur 5). Es ist wohl principiell nicht von Belang, ob der Ganglienstrang früh, d. h. vor dem Schluss des Medullarrohrs, von letzterem abgegrenzt erscheint, oder ob dies erst später geschieht, denn die beiden Gebilde liegen dicht neben einander und in den günstigsten Fällen sind sie, wenigstens im Rumpf, nur undeutlich getrennt.



Textfig. 5.
Schematischer Querschnitt durch das Nervensystem des Kopfes eines Teleostierembryo vor vollendeter Abfaltung des Medullarstrangs. *s.pl.* = Sinnesplatte. Andere Bezeichnungen wie in Fig. 3.

Interessant in dieser Beziehung ist der Umstand, dass bei Amphioxus die Nervenzellen, welche die peripheren sensiblen Nerven entsenden, fortdauernd im Verband des Centralnervensystems bleiben, und auch, dass bei allen Ichthyopsiden, wenigstens während des larvalen Lebens, einige solche Elemente, die Hinterzellen, eine ähnliche Lage einnehmen [1]). Diese Thatsachen sprechen, meiner Meinung nach, gegen die Anschauung von Beard (89), der den Ganglienstrang als ein primitiv getrenntes Gebilde auffasst.

2. Die Bildung und Differenzirung der Spinalganglien und der sensiblen Wurzeln.

Kurz nachdem die Abfaltung der Anlage des Nervensystems vollendet ist, fängt die Sonderung des Ganglienstrangs von dem eigentlichen Medullarstrang an. Einzelne Zellen der obersten Schicht heben sich von der Oberfläche des Medullarstrangs und gleichzeitig entstehen aus diesen Zellen lange protoplasmatische Ausläufer, die sich peripherwärts bis an die Urwirbel oder an die Haut erstrecken (Fig. 9 *g. str*). Darauf rutschen die losen

1) Siehe p. 80, 2. Absatz.

Zellen seitwärts und ventralwärts über die gewölbte dorsale Fläche der Rückenmarksanlage bis in den kleinen freien Raum hinein, der von Myotom, Rückenmark und äusserer Haut begrenzt wird (Fig. 2 und 10). Häufig bleiben die ausgewanderten Einzelzellen, die künftigen Ganglienzellen, noch längere Zeit durch Protoplasmaausläufer mit dem Centralnervensystem in Verbindung[1]).

Die Auswanderung der Zellen aus dem Medullarstrang findet, allmählich von der Kopfregion nach dem Schwanz zu fortschreitend, überall statt. Die Zellen bleiben zunächst vereinzelt. Eine genaue Bestimmung der Lage der auswandernden Zellen, die durch die Durchmusterung langer Schnittserien gewonnen war, zeigt, dass keine metamere Anordnung der Elemente vorliegt. Die Zellen verlassen den Ganglienstrang nicht alle auf einmal, sondern sie folgen auf einander nach und nach, bis schliesslich ungefähr vierzig Zellen auf jeder Körperseite im Gebiet eines Myotoms ausgewandert sind[2]).

Während die Zellen sich loslösen, drängen sich auch einige davon zwischen Rückenmarksanlage und den daneben liegenden Urwirbel, und nehmen eine Stellung lateral von dem ventralen Theile des Medullarstrangs ein, die ungefähr der definitiven Lage des Ganglion entspricht (Fig. 3 *sp.g*). Die Zellen gleiten nicht nur in die Spalten, die zwischen zwei aufeinanderfolgenden Myotomen sich befinden, sondern sie drängen sich auch zwischen Muskelplatte und Medullarstrang, wo diese Gebilde sich eng berühren. Es ist nicht anders denkbar, als dass die Zellen, um dies zu erzielen, einen bedeutenden Widerstand überwinden müssen. Man sieht auch häufig, dass solche einkriechenden Zellen lang ausgezogen sind, als wenn sie sich hineinquetschten (vergl. Fig. 12 *g. z*).

1) Hensen (76) hat bekanntlich solche protoplasmatische Verbindungen zwischen den ausgewanderten Ganglienzellen und dem Mark beobachtet und hat ihnen eine hohe Bedeutung für die Entstehung der sensiblen Wurzeln zugeschrieben. Die Befunde beim Lachsembryo bestätigen diese Ansicht nicht, denn die Protoplasmafäden verschwinden später, und die sensiblen Wurzeln treten ganz unabhängig von ihnen auf (vgl. p. 50).

2) Die Anzahl von Zellen variirt beträchtlich von Segment zu Segment. Manchmal sind über fünfzig vorhanden.

Nachdem die Zellen zwischen Myotom und Rückenmark angelangt sind, gruppiren sie sich in kleine Haufen zusammen, die, den Urwirbeln entsprechend, metamer geordnet sind. Diese Anhäufung der Zellen vollzieht sich recht langsam und Andeutungen von Zellengruppen sind eine Zeit lang vorhanden, ehe man eigentlich von Ganglien reden kann. Aus diesen Befunden ist es ersichtlich, dass die Gliederung der Spinalganglien nicht von vornherein in der Anlage vorhanden ist, sondern dass sie erst sekundär und allmählich entsteht, wahrscheinlich durch die metamere Anordnung des daneben liegenden Muskelsystems bedingt. Dies scheint für alle diejenigen Formen zu gelten, bei denen der Ganglienstrang verhältnissmässig schwach entwickelt ist, wie bei den Teleostiern und Amphibien[1]). In anderen Fällen ist die Metamerie sehr früh angedeutet, zum Beispiel nach v. Lenhossék beim Menschen[2]). Bei Selachiern, wo der Ganglienstrang sehr stark entwickelt ist, ist nach Beard von Anfang an eine metamere Anordnung vorhanden[3]).

Es ist am Lachsembryo nachzuweisen, dass ungefähr zehn bis zwölf von den vierzig Zellen, die auf jeder Körperseite im Gebiet eines Metamers losgelöst werden, sich auf die oben beschriebene Weise in der Anlage des Gangliens anhäufen. Nachdem diese Zellen zusammengetreten sind, wird ihre Anzahl eine Zeit lang kaum grösser, obgleich eine beträchtliche Zunahme stattfindet, wenn diese Zellen sich differenziren. Wie dies geschieht, ob durch das allmähliche Anschliessen der übrigen, aus dem Ganglienstrang herstammenden Zellen, oder ob ausschliesslich durch Vermehrung der ursprünglichen zehn bis zwölf Zellen, ist deshalb nicht genau zu bestimmen, weil das Auftreten des Mesenchymgewebes die sichere Verfolgung vereinzelter Ganglienzellen nicht gestattet.

Während die Zellen des Ganglienstrangs sich in die kleinen Ganglienhaufen zusammenziehen, wachsen in nächster Nähe die motorischen Nerven hervor. Die noch undifferenzirten Ganglienzellen gruppiren sich dann dorso-lateral von der ventralen Wurzel (Fig. 4). Zunächst liegen die Zellen des Ganglions sowohl oral als caudal von dem entsprechenden motorischen Nerv;

1) Vergl. v. Lenhossék (91) p. 21 und Platt (96) p. 512.
2) von Lenhossék (91) p. 14.
3) Beard (89) p. 169.

später rücken sie allmählich caudalwärts, bis sie schliesslich alle in dieser Richtung von dem motorischen Nerven liegen, wie bei dem erwachsenen Lachs.

Während nun die Spinalganglien durch das allmähliche Zusammentreten von Zellen, die einzeln aus dem Medullarstrang auswandern, gebildet werden, finden die ersten Entwicklungsvorgänge an den Kopfganglienanlagen etwas anders statt. Wie schon oben angegeben wurde, ist der Ganglienstrang des Kopfes viel kräftiger entwickelt als der des Rumpfes und besteht schon sehr früh aus verschiedenen von einander getrennten Wülsten, die den Gangliencomplexen des ausgewachsenen Thieres entsprechen. Vor der Abschnürung von der Epidermis sitzen diese Ganglienanlagen wie Hauben auf der dorsalen Oberfläche des Gehirns. Dann wachsen sie rasch ventro-lateralwärts zu grossen Lappen aus, die zunächst aus einer grossen Anzahl dicht gedrängter Zellen bestehen. Durch das starke Auswachsen kömmt eine Auflockerung des Gewebes zu Stande, die schliesslich zu der vollständigen Disintegration der Anlagen führt. Dieser Vorgang fängt in der Trigeminusanlage an und schreitet caudalwärts durch die Acustico-facialis- bis zur Vagusanlage vor. Gleichzeitig wird das Mesodermgewebe des Kopfes auch locker, und wegen des Mangels an Differenzirung wird eine strenge Unterscheidung zwischen beiden Gewebsarten unmöglich. Erst beträchtlich später differenziren sich die Kopfganglienzellen und man kann es nur als eine Wahrscheinlichkeit bezeichnen, dass die Zellen dieser Ganglien wirklich aus dem Ganglienstrang entstammen [1]).

In dem Rumpfgebiet sind die Zellen des Ganglienstrangs eine Zeitlang die einzigen freien, d. h. nicht in grössere Haufen verbundene Gewebselemente, die vorhanden sind, denn zunächst fehlt das interstitielle Bindegewebe gänzlich. Fast gleichzeitig mit der Bildung der ersten Spinalganglien fangen die Zellen des Mesenchyms an aufzutreten und sich zu vermehren. Die kleinen Sklerotomdivertikel (Fig. 2, *skl*) fangen an, Zellen abzustossen, die sich dann zwischen die Chorda dorsalis und die Muskelplatte hineinzwängen, und dorsalwärts schleichen (Fig. 3). Bald erreichen diese einzelnen Mesenchymzellen die ventrale

1) Es wird bekanntlich von Goronowitsch (93) verneint, dass diese Verdickungen des Ganglienstrangs die Ganglien liefern.

Fläche des Medullarstrangs und die auswachsenden ventralen Wurzeln der Spinalnerven. An dieser Stelle stossen sie an die Zellen des Ganglienstrangs, die allmählich die Spinalganglien bilden. In dem embryonalen Zustand haben die beiden Zellarten ein gleiches Aussehen, so dass eine Unterscheidung nicht streng durchzuführen ist. Es ist ein Umstand zu Gunsten der Beobachtung der Continuität in der Entwickelung der fertigen Spinalganglien aus den Zellen des Ganglienstrangs, dass wenigstens einige von diesen Zellenhaufen gebildet sind, ehe die Mesenchymzellen an die Stelle gelangen, wo sie eine Verwechselung hervorrufen könnten; denn die Entwickelung der Zellhaufen, seien sie noch so klein, lässt sich gut verfolgen, wo die einzelnen Zellen der Beobachtung entgehen würden. Ganz besonders bei den weit oral gelegenen Spinalganglien, die der allgemeinen Regel gemäss, die zuerst auftretenden sind, halten sich die einzelnen Entwicklungsvorgänge deutlich auseinander. Zum Beispiel bei einem Embryo im Stadium V ist das Mesenchym nur bis zum vierten Segment entwickelt, während die Anhäufungen der Ganglienzellen bis in das sechste Segment deutlich zu erkennen sind.

Obwohl es also durch directe Beobachtung begründet werden kann, dass auch bei dem Lachsembryo die Spinalganglien aus Zellen bestehen, die von dem Ganglienstrang hinwandern, so ist damit durchaus nicht gesagt, dass alle die Zellen, die aus dem Verband des Stranges austreten, zu Ganglienzellen werden. Es wurde oben betont, dass bedeutend mehr Zellen von dem Ganglienstrang im Bereich eines Metamers abgegeben werden, als die Anzahl der Zellen beträgt, welche sich in dem Ganglien zur Zeit der Differenzirung der Ganglienzellen vorfinden. Das Verhältniss ist ungefähr vier zu eins. Es ist möglich, dass die übrig gebliebenen Zellen des Medullarstrangs sich allmählich zu dem betreffenden Ganglion zugesellen; jedoch wäre es blos eine Annahme und ist keineswegs mit Bestimmtheit zu behaupten. Für gewisse Fälle wäre eine solche Annahme sogar unrichtig. Im Bereich von zwei Myotomen, dem ersten, das nur eine vorübergehende Existenz hat, und dem ersten bleibenden, werden überhaupt keine Spinalganglienzellen ausgebildet [1]), und bei dem

1) Vergleiche Harrison (95) p. 560.

zweiten bleibenden Myotom werden nur wenig Zellen differenzirt. In der Gegend von diesen Segmenten ist aber der Ganglienstrang eben so kräftig entwickelt, wie an Stellen, wo die Spinalganglien normal ausgebildet werden. Bei scharfer Beobachtung dieser Zellen sind keine Zerfallserscheinungen zu bemerken. Im Gegentheil ist es wahrscheinlich, dass diese Zellen des Ganglienstrangs sich den Mesenchymzellen, denen sie stark ähneln, anschliessen, eine Ansicht, die bekanntlich von Dohrn (91 a), Goronowitsch (93), Platt (96), v. Kupffer (94) auf Beobachtungen bei verschiedenen anderen Wirbelthieren gestützt, vertreten wird. Von Dohrn, Goronowitsch und v. Kupffer wird es besonders betont, dass die betreffenden Zellen des Ganglienstrangs die Nervenscheiden liefern.

Wie oben angegeben wurde, bleiben die Spinalganglienzellen, nachdem sie an ihrer definitiven Stelle angelangt sind, eine beträchtliche Zeitlang ohne offenbare Differenzirung. So kann zum Beispiel zwischen dem Stadium V, wo die Ganglien zuerst gebildet werden, und dem Stadium IX an den einzelnen Zellen kaum eine Veränderung wahrgenommen werden. Dann fangen sie an, sich in ihre definitive Form umzubilden. Wie bei den anderen Nervenzellen wird der Zellkern rund und blass und enthält ein bestimmtes rundes Kernkörperchen. Etwas später wächst der Zellleib spindelförmig aus, der eine Fortsatz peripher- und der andere centralwärts. Letzterer richtet sich dorsalwärts und etwas medial und stösst bald gegen das Rückenmark. Auf halber Höhe zwischen der ventralen und der dorsalen Fläche desselben brechen die centripetalen Fortsätze durch die äussere Grenzmembran des Medullarrohrs und verlieren sich im Hinterstrang, der in diesem Niveau liegt. (Vergl. Fig. 14, die ein etwas älteres Stadium vorstellt.) Die Ganglien bestehen eine Zeitlang ausschliesslich aus bipolaren Zellen, aber bei der Forelle hat Van Gehuchten[1]) in älteren Stadien eine weitere Umbildung beobachtet, indem einzelne von diesen bipolaren Ganglienzellen sich allmählich zu unipolaren mit T-förmig getheiltem Fortsatz umwandeln, wie bekanntlich zuerst His (86) bei dem menschlichen Embryo nachgewiesen hat.

Die Befunde beim Lachsembryo liefern eine weitere Be-

1) Van Gehuchten (95) p. 135.

stätigung der von His[1]) begründeten Lehre, dass die sensiblen Wurzeln der Spinalnerven durch das Hineinwachsen von Fortsätzen der Spinalganglienzellen ins Rückenmark entstehen. Freilich sprechen die Angaben der früheren Autoren, die den Teleostier-Embryo darauf hin untersucht haben, zu Gunsten der entgegengesetzten Anschauung, dass sowohl die dorsalen Wurzeln, als die Ganglien selbst, direct aus den zelligen Auswüchsen des Ganglienstrang (Neuralleiste) hervorgehen, und dass demgemäss die Wurzeln die überbleibende ursprüngliche Verbindung zwischen Ganglien und Mark darstellen. Freilich stammen diese Angaben aus einer Zeit, wo die His'sche Lehre noch keine allgemeine Anerkennung gefunden hatte. Hoffmann[2]), dessen Aufsatz schon einige Jahre vor dem betreffenden His'schen erschienen ist, giebt an, dass ein continuirlicher Kamm oder Leiste auf der

1) His (86).

2) Hoffmann giebt an (p. 46): „Schon bei ziemlich jungen Forellenembryonen, und zwar bei solchen mit 10—12 Urwirbeln bemerkt man in einem Entwicklungsstadium, in welchem der Darm noch nicht einmal angefangen hat, sich abzufalten und das Rückenmark vollständig solide ist, dass die unmittelbar unter der Grundschicht der Oberhaut gelegenen Zellen des Rückenmarks durch eine äusserst feine Linie, die nur bei Anwendung sehr starker Vergrösserung deutlich zu sehen ist, von den darunter gelegenen Zellen desselben sich etwas abgegliedert haben und nach beiden Seiten eine continuirliche, lateralwärts etwas angeschwollenen Leiste oder Kamm sich verlängern. Von diesem Kamm, dem „neural crest“ von Marshall und Balfour bei den Knorpelfischen wachsen nun (Taf. II, Fig. 5 u. Taf. IV, Fig. 9) an allen denjenigen Stellen, wo ein Nervenpaar sich anlegen wird, jederseits Fortsätze heraus, die unmittelbar der Seitenwand des Rückenmarks anliegend sich nach unten verlängern. Diese Auswüchse stellen uns die Anlagen der dorsalen Rückenmarksnerven vor. Auf der Höhe des oberen Randes der Chorda schwillt die dorsale Wurzel zu einer Verdickung, dem Ganglion spinale, an (Taf. III, Fig. 5).“ Nach der letzt aufgeführten Abbildung von Hoffmann (Taf. III, Fig. 5), die ein älteres Stadium darstellt, zu beurtheilen, gehören jedenfalls viele von ihm als Ganglienzellen bezeichnete Elemente zu dem Mesenchym, das sich kurz nach der Anhäufung der wahren Ganglien stark vermehrt. In den jüngeren Stadien giebt es viel weniger Zellen in dieser Lage, und diese sind vereinzelt. Solche Zellketten wie Hoffmann nach jüngeren Stadien (mit 10—14 Urwirbeln) abbildet (Taf. II, Fig. 5) treten nur im Kopfgebiet auf, und in einem so jungen Stadium erstreckt die selbständige Ganglienanlage sich kaum weiter caudalwärts als bis zur Vagusgegend.

dorsalen Oberfläche des Medullarstrangs beim Forellenembryo auftritt, und dass die Nerven bezw. Ganglien, von vorn herein segmental geordnet, von dieser Leiste direct auswachsen. Henneguy[1]) bestätigt diese Angaben im allgemeinen; geht aber auf die Einzelheiten nicht näher ein.

Die Hoffmann'schen Angaben sind mit verschiedenen von den meinigen, die ich jetzt kurz wiederhole, kaum in Einklang zu bringen. Die Zellen des Ganglienstrangs verlassen das Rückenmark vereinzelt und sammeln sich allmählich zu den Ganglienhaufen zusammen. Erst nach dem Verlauf von Tagen entstehen die eigentlichen Nervenwurzeln. Die Ganglienanlagen bleiben somit nicht durch besondere Zellketten mit dem Ort ihrer Entstehung in Verbindung. Sie liegen zunächst zwar direct gegen die äussere Grenzmembran des Rückenmarks gedrückt, aber wenn die Wurzelfasern ins Mark hineinwachsen, brechen sie an dessen Seite durch, an einer Stelle, die beinahe um einen Viertelkreis von dem Ursprungsort der Ganglienzellen entfernt liegt.

Diese letztgenannte Thatsache ist beachtenswerth, weil sie direct gegen die Annahme spricht, dass beim Auswandern der Ganglienzellen Protoplasmafäden zurückbleiben, die sich dann später in die Wurzelfasern umwandeln, wie es nach Bédot (84) im Anschluss an die bekannte Theorie von Hensen (76) der Fall sein soll.

3. Neuroblasten und Stützzellen.

Nach den Forschungen von His[2]) finden sich bekanntlich zwei verschiedene Zellarten schon in sehr frühen Entwicklungsstadien im Medullarstrang des Wirbelthierembryo, die als Spongioblasten, die epithelialen Stützzellen, und Neuroblasten, oder junge Nervenzellen, bezeichnet werden. Schaper (94) hat die

1) Henneguy (88, p. 548) giebt nur im Anschluss an die Befunde bei den Selachiern und Vögeln nach Balfour und Marshall an, dass die Spinalnerven aus kleinen Auswüchsen des Medullarstranges entstehen. Nach seiner Ansicht entstehen alle diese Auswüchse zu einer Zeit, wo der Medullarstrang noch nicht von der Haut abgeschnürt ist. Wie oben gezeigt wurde, gilt dies aber nur für die Kopfganglien.

2) His (86 und 89).

ersten Differenzirungsvorgänge dieser Elemente bei dem Salmonidenembryo eingehend untersucht, und hat dabei die His'sche Anschauung in der Hauptsache bestätigt, dass die Neuroblasten, nahe zur Membrana limitans interna aus den bekannten Keimzellen entstehen und später zwischen den Stützzellen hindurchwandern, um eine Stellung in der Aussenzone des Medullarstrangs einzunehmen [1]). Die Wanderung der Neuroblasten fängt in der Rückenmarksanlage des Lachsembryo zu einer verhältnissmässig frühen Entwicklungsperiode an; denn schon ehe der Medullarstrang vollständig von der Epidermis abgeschnürt wird, finden sich Neuroblasten dicht an der äusseren Grenzmembran gelagert.

Der Medullarstrang ist zu dieser Zeit noch solide und hat im Querschnitt eine eigenthümliche Form, die an einen Schlussstein erinnert (Fig. 8); er ist dorsal beträchtlich breiter als ventral, und statt oval zu sein, wie bei den meisten übrigen Wirbelthierembryonen, zeigen sich auf jeder Seite zwei Kanten, eine dorsale Kante, die auf dem Niveau der dorsalen Fläche der Muskelplatten liegt (Fig. 7—10 *fl. k*), und eine ventrale Kante. Erstere bezeichne ich Flügelkante, weil sie von dem der Flügelplatte entsprechenden Theile des Medullarstrangs hervorragt [2]). Der Strang besteht an den Seiten hauptsächlich aus länglichen prismatischen Epithelzellen, die sich von der medianen Membran, die die beiden Seitenhälften von einander trennt, zur äusseren Grenzmembran erstrecken [3]). Dorsal und ventral, wo

1) Bekanntlich sieht His in den Keimzellen ausschliesslich die Vorläufer der Neuroblasten. Schaper (94 u. 97) ist aber auf Grund seiner sorgfältigen Untersuchungen bei dem Salmonidenembryo zu dem Schluss gekommen, wofür sich auch schon Kölliker, Ramon y Cajal und Andere ausgesprochen haben, dass aus den sich theilenden Keimzellen eine Generation indifferenter Zellen hervorgeht, aus denen Stützzellen sowohl als Nervenzellen sich entwickeln.

2) His (87, p. 371 und 88, p. 350) bezeichnet den dorsal von dem Sulcus lateralis gelegenen Theil der Seitenwand des Markes als Flügelplatte und nennt (88, p. 355) eine Hervorwölbung in den Centralcanal Flügelleiste.

3) Die Entdeckung dieser wichtigen Thatsache verdanken wir Hensen (76). Man vergleiche auch diesbezügliche Angaben von Burckhardt (89), His (90, p. 95) und v. Lenhossék (91, pp. 6 und 9). Burckhardt (p. 141) hat irrthümlicherweise Hensen die Vertretung der Ansicht der Mehrschichtigkeit des Epithels zugeschrieben, und

die Seitenwände in einander übergehen, d. h. in den den Deck- und Bodenplatten entsprechenden Theilen, sind die Zellen kürzer und haben eine radiäre Anordnung. Die Kerne der Epithelzellen liegen in mehreren Reihen und verursachen in den betreffenden Zellen deutliche Anschwellungen. Medial von der Kernzone ist ein schmales Gebiet, das die in sehr reger Theilung begriffenen Keimzellen enthält. Lateral von den Epithelkernen ist eine breitere, relativ kernfreie Zone, dem Randschleier von His entsprechend, in welcher jedoch die noch fast undifferenzirten Neuroblasten liegen.

Eine kurze Beschreibung der Entstehung des Centralcanals dürfte hier am Platz sein. Gleichzeitig mit der Differenzirung der Neuroblasten bilden sich kleine Vacuolen an der medianen Membran, die den Medullarstrang in zwei Hälften theilt. Diese Vacuolen (Fig. 11 und 12) liegen, wenigstens zum grössten Theil, in der Substanz der Zellen, Keimzellen sowohl als Epithelzellen; sie sind also intra- und nicht intercellulär. Am ventralen Ende der Medianmembran fliessen dann nach und nach die dort befindlichen Vacuolen zusammen um ein keines Canälchen zu bilden, welches den Anfang der Canalis centralis darstellt. Mit der Bildung desselben tritt die Bodenplatte der Markanlage klarer zu Tage. Der Canal dehnt sich durch Zufluss von neuen Vacuolen dorsalwärts aus (Fig. 13 und 18). Ehe dieses ventral gelegene Lumen sich durch die ganze Höhe der Markanlage erstreckt hat, bildet sich am dorsalen Ende der Membran durch das Zusammenfliessen von dort befindlichen Vacuolen auch ein schmales weniger regelmässiges Canälchen (Fig. 18). Beide erweitern sich dann allmählich, bis sie zusammentreffen um den einheitlichen

wendet sich deswegen gegen diese Anschauung. Der Wortlaut von Hensen ist aber unzweideutig; auf Seite 382 steht: „Die Ansicht über die Structur des Markes, zu welcher mich meine Studien führen, ist die, dass man das Mark auffassen müsse als ein Epithel, und zwar als ein einfach geschichtetes Epithel," und weiter: Unter letzterem Namen verstehe ich jedoch nicht eine einfache Lage von Zellen, sondern eine Lage vieler Zellen übereinander, welche aber dadurch als einfach charakterisirt wird, dass jede Zelle zunächst direct, später allerdings sehr indirect mit dem einen Ende an die Innenfläche, mit dem anderen an die Aussenfläche der Schicht heranreicht.

Centralcanal zu bilden[1]). Diese Entwicklungsvorgänge beginnen bekanntlich in der Kopfregion und schreiten allmählich nach dem Schwanz zu fort.

Um jetzt auf den Aufbau des Medullarstrangs zurück zu kommen, so ist zunächst zu bemerken, dass die Epithelzellen desselben sich in Bezug auf feinere Structur nicht von den übrigen Zellen des Embryonalkörpers unterscheiden. Das Protoplasma ist in conservirtem Material fein reticulär, und an den einzelnen Fäden sind kleine Körnchen angereiht (Figg. 11—13). In den Epithelzellen sind die Hauptzüge des Fadennetzwerks mit der Richtung der Längsaxe des Zellleibs gleichlaufend. Zwischen dem Theil der Zellen, der lateral von der Zone der Kerne, und dem Theil, der medial davon liegt, bestehen keine Unterschiede in der Structur. Bei dem Lachsembryo sind nämlich in diesem Stadium der säulenartige Aufbau der Innenzone (Säulenschicht von His) und der verzweigt faserige Aufbau der Aussenzone (Randschleier), wie His beim menschlichen Embryo es beschreibt, nicht vorhanden[2]).

Die Neuroblasten unterscheiden sich von den Epithelzellen durch ihre runde oder polyedrische Form, und oft durch einen

---

1) Es besteht schon eine ansehnliche Literatur über die Entstehung des Centralcanals bei Knochenfischen. Henneguy (88, p. 539) hat hierüber genau berichtet. Er weist nach, dass die von verschiedenen Autoren vertretene Ansicht, dass der Canal durch Zerstörung von Zellen in der Mitte des Medullarstrangs entstehe, auf die Zerstörung der Keimzellen durch Chromsäure-Härtung beruht. Die Beobachtung von Henneguy, dass bei der Forelle Keimzellen in der Medianebene sich theilen, wobei eine Tochterzelle jeder Körperseite zukommt, dürfte wohl nichts mit der Bildung des eigentlichen Canals zu thun haben, sondern lediglich mit der Abgrenzung der beiden Seitentheilen von einander; denn wie auch Henneguy angiebt, ist die mediane Membran schon geraume Zeit da, ehe das Lumen des Canals erscheint. Roudnew (95) giebt weitere Einzelheiten über die Bildung des Canals bei Corregonus und schliesst sich im Wesentlichen an die Henneguy'schen Angaben an. Die Tochterzellen sollen hier direct nach der Theilung in der Mittelebene nach beiden Seiten auseinanderrücken, aber noch durch intercelluläre Brücken in Zusammenhang bleiben. Der Canal entsteht dann durch das Zusammenfliessen der zwischen den Protoplasmabrücken liegenden Räume. Es müssen demgemäss Unterschiede zwischen Corregonus und Salmo in dieser Hinsicht bestehen.

2) His (90, p. 97).

runden Kern; aber zunächst weisen sie keine Eigenthümlichkeiten in feinerer Structur auf (Fig. 8—10). Diese Zellen sind noch in einem fast undifferenzirten Zustande, und finden sich meistentheils im äussersten Theil des Randschleiers direct innerhalb der äusseren Grenzmembran gelagert. In dieser Hinsicht weicht der Lachsembryo von den höheren Wirbelthieren ab; denn nach His und Anderen entstehen die Axonen der Neuroblasten schon, während die Zellen von der Keimschicht nach dem Randschleier wandern [1]). Die Ortsbewegung soll nach His mit der Fortsatzbildung im Zusammenhang stehen [2]).

Ueber die Formänderung der Neuroblasten, die während des Auswachsens der Nervenfasern stattfindet, stimmen meine Beobachtungen mit den His'schen überein. Bei den primär unipolaren Zellen, die wohl die Mehrheit, einschliesslich der motorischen und der Commissurenzellen, darstellen, häuft sich zunächst das Zellprotoplasma an einem Pol der Zelle, und der Zellleib verjüngt sich nach diesem Pol zu, so dass er birnförmig wird (Fig. 11). In der grossen Mehrheit der Fälle richtet sich diese Spitze ventral- oder ventro-lateralwärts. Allmählich streckt sich das Ende zu einem langen Faden aus, der aber im Vergleich mit den fertigen Nervenfasern noch recht dick ist (Fig. 12 und 13). Bis zu diesem Zeitpunkt verändert sich die innere Structur der Nervenzellen sehr wenig; nur wird das Protoplasma durch das Congoroth etwas stärker gefärbt. Das Netzwerk mit den Körnchen bleibt bestehen, aber die Hauptzüge des Netzes passen sich der Gestalt der Zelle an, indem sie gegen den Fortsatz zu convergiren, wenn auch manchmal nur undeutlich: in dem Fortsatz selber verlaufen sie, zu einem Bündelchen vereinigt, parallel mit einander (Fig. 17, Fig. 23 *h*. z). Mit der Umwandlung der Zellkörperform kommt der Zellkern excentrisch, entfernt vom auswachsenden Pol, zu liegen. Durch das Ausfliessen des Zellprotoplasmas in die Faser, bleibt gewöhnlich nur ein dünner Schleier über dem entgegengesetzten Pol des Kerns zurück. Der Kern wird meistentheils dann, wenn nicht schon vorher, rund

1) His bezeichnet die Zelle eigentlich als Neuroblast erst nachdem sie sich umgewandelt hat und der Faserfortsatz ausgewachsen ist. Die undifferenzirten Elemente werden Keimzellen und Uebergangszellen genannt.

2) His (89, p. 257).

und verhältnissmässig blass und weist gewöhnlich ein scharfes rundes Kernkörperchen, bisweilen auch zwei (Fig. 12 und 19) auf. Dass der Kern sich nach dem auswachsenden Ende zu conisch verlängert, wie His beschreibt, habe ich nicht beobachtet [1]).

Es giebt auch Neuroblasten, die primar bipolar sind, wie zum Beispiel die Hinterzellen und andere Strangzellen. Bei diesen, die auch ursprünglich rund oder polyedrisch sind (Fig. 16 a), verlängert sich der Zellleib in zwei entgegengesetzte Richtungen, und dadurch entwickeln sich zwei Nervenfortsätze (Fig. 23). Hier geschieht das Auswachsen nur in der Längsrichtung und nicht wie bei den meisten Zellen, wo der eine Fortsatz sich gegen die Peripherie des Medullarstrangs richtet.

Es finden sich unter beiden Sorten von Neuroblasten manchmal Zellen, die ausser dem auswachsenden Nervenfortsatz auch einen anderen besitzen, der gegen den Centralcanal gerichtet ist (Fig. 31). Das Vorhandensein dieses Fortsatzes ist aber keine Regel und die Zellen, die damit versehen sind, bilden kein bestimmtes Stadium der Entwicklung, wie Ramon y Cajal (90) es beim Hühnchen findet, wo vor dem unipolaren Stadium alle Zellen ein eben solches bipolares durchmachen. Dieser central gerichtete Fortsatz besteht zweifellos manchmal an den Hinterzellen.

Während der Axencylinderfortsatz der Neuroblasten weiter auswächst, finden Aenderungen in der Structur des Zellleibs sowohl wie des Fortsatzes statt. Beide werden noch stärker mit dem Congoroth tingirbar; im Zellleib wird das Fasernetz undeutlich, und dabei wird das Zellprotoplasma äusserst feinkörnig; die Nervenfaser wird mehr homogen und die einzelnen Fibrillen werden undeutlich; mit der Zunahme an Länge wird der Durchmesser der Faser geringer.

Die wachsenden Enden der jungen Nervenfasern lassen sich meistentheils mit den angewandten Methoden nicht immer leicht auffinden. Dies ist besonders der Fall mit den Strangfasern, die gleich in Bündeln verlaufen, was das Auffinden des wachsenden Endes erschwert. Bei den motorischen Zellen weist das Ende oft keine Eigenthümlichkeiten auf. Der Fortsatz endigt nach

1) His (89) p. 257.

Durchbruch der äusseren Grenzmembran des Medullarstrangs einfach und ohne Anschwellung im interstitiellen Raum an der medialen Fläche der Muskelplatte (Fig. 12). Eine gleiche Endigungsweise scheint auch bei den peripher verlaufenden Fortsätzen der Hinterzellen vorzukommen (Fig. 17). Bei den Commissurenzellen lassen sich alle Beziehungen der auswachsenden Fasern am allerklarsten beobachten (Fig. 13). Der ganze Nervenfortsatz ist scharf, und endigt in einer kleinen Anschwellung; diese ist aber glatt, d. h. ohne pseudopodienähnliche Excrescenzen, wie die Wachsthumskeulen (cônes d'accroissement), die bekanntlich zuerst Ramon y Cajal (90) nach Chromsilber-Präparaten vom Rückenmark des Hühnchenembryo beschrieben hat. Sie sind nach diesem Forscher an den motorischen Fasern, und besonders deutlich an den Commissurenfasern zu sehen. Es ist möglich, dass der Unterschied im Aussehen zwischen diesen Faserendigungen bei dem Lachs und bei dem Hühnerembryo an der Species liegt; aber wahrscheinlicher hängt er von den angewandten Methoden ab [1]).

Ueber die Art und Weise, wie die Nervenfaser sich verlängert und ihr Endziel erreicht, geben die Befunde beim Lachsembryo einige befriedigenden Aufschlüsse. Ausserhalb des Bereichs des Centralnervensystems drängen sich die Fasern durch die Spalten zwischen die anderen Anlagen des embryonalen Körpers und werden, wie His angiebt, wenigstens theilweise von der Gestaltung und dem Aufbau dieser Gebilde geleitet. Innerhalb des Centralnervensystems sind die Verhältnisse insofern hiervon abweichend, als keine Structur vorhanden ist, die die auswachsenden Fasern leitet. Die Befunde beim Lachs sprechen direct gegen die His'sche Anschauung, dass die auswachsenden Nervenfasern durch die Maschen einer präformirten Markspongiosa geführt werden [2]).

Dies geht aus den folgenden Betrachtungen hervor. In

1) Von Interesse in dieser Hinsicht sind die Beobachtungen von Stroebe (93, p. 253), der angiebt, manchmal eine „sondenknopfähnliche Anschwellung" am wachsenden Ende von regenerirenden Nervenfasern beim Kaninchen gesehen zu haben. Stroebe glaubt, dass diese mit den Endanschwellungen der embryonal auswachsenden Fasern zu vergleichen sind.

2) His (86) p. 509 und (89) p. 255.

der Aussenzone des Medullarstrangs, dem Randschleier, ist nämlich das Protoplasma der Epithelzellen zur Zeit, wo die Nervenfasern anfangen auszuwachsen, vollkommen compact und undifferenzirt. Die einzelnen Zellen sind dicht gegen einander gedrängt, durch deutliche Randcontouren von einander abgegrenzt und bilden kein faseriges Netzwerk untereinander. Es besteht wohl ein Maschenwerk von Protoplasmafäden, die äusserst fein sind und an denen feine Körnchen angereiht sind, aber dasselbe bleibt innerhalb der Zellgrenzen und zeichnet sich übrigens durch keine Besonderheiten von dem Maschenwerk in allen anderen Zellen des embryonalen Leibes in dieser Periode der Entwicklung aus. His hat dieses intracellulare Netz erkannt und besonders beim Selachierembryo eingehend beschrieben. Es ist ersichtlich, dass aus diesem Netz, durch das Verschwinden der Zellgrenzen und das Zusammenfliessen der einzelnen Fäden in Bündel das eigenthümliche His'sche intercellulare Netzwerk, die Markspongiosa, entsteht [1]). Aber diese Umwandlung soll stattfinden, ehe die Nervenfasern auswachsen und das Netz soll sogar als „Filter" dienen, das „die Neuroblasten in den Innenbezirken des Markes zurückhält" [2]). Dies ist beim Lachsembryo durchaus nicht der Fall. Neuroblasten liegen schon in der äussersten Schicht des Medullarstrangs und meistens sind sie in directer Berührung mit der Membrana limitans externa, wenn ihre Fasern anfangen auszuwachsen. Das Verhalten des auswachsenden Nerven zu den Epithelzellen lässt sich am deutlichsten an den Commissurenzellen ermitteln und zwar am besten zu der Zeit, wenn die ersten Fasern entstehen. An solchen Zellen (Fig. 13 *com. z*) ist es ersichtlich, dass die noch dicke Nervenfaser weder von den Grenzen zwischen den Stützzellen noch den Protoplasmafäden abgelenkt wird; denn erstere sind von der Faser durchbrochen und letztere entweder durchbrochen oder bei Seite geschoben. Die Faser mit ihrem angeschwollenen Ende liegt nämlich in einem Canal, der durch die einzelnen Stützelemente verläuft und der in Schnittpräparaten von der Faser nicht ganz ausgefüllt erscheint. Es lässt sich nur ein Schluss aus dem Bilde ziehen; nämlich, dass der Nervenfortsatz nicht durch einen Irrgang im Randschleier geleitet wird, sondern dass er seinen eigenen Weg

1) His (89) p. 280.
2) Ibid. p. 268.

durch ein vorhin compactes Gewebe bohrt, ohne sich um Zellgrenzen oder Protoplasmafasern zu kümmern. Das Auswachsen der Strangfasern aus den Hinterzellen gewährt uns auch ganz ähnliche Bilder.

Die ersten Nervenfasern verlaufen dann in Canälchen, die die Stützzellen perforiren. Indem nun die Zahl der Neuroblasten und der daraus entstehenden Nervenfasern rasch zunimmt, wird die anfänglich compacte Aussenzone der Stützzellen nach allen Richtungen hin ausgebohrt, bis schliesslich nur ein faseriges Gerüst zurückbleibt. Dieses Gerüst, der Randschleier oder äussere Theil des Myelospongium, verdankt demgemäss seine endgültige Beschaffenheit der Thätigkeit der auswachsenden Nerven.

Nach diesen Befunden ist es klar, dass der Nervenfortsatz die active Rolle bei der Bildung der Bahnen im Centralnervensystem spielt. Ob dies durch eine einfache mechanische Ausbohrung oder durch eine auf chemische Weise bewirkte Auflösung der im Wege stehenden Stützgewebe seitens der Wachsthumskeule geschieht, muss dahingestellt bleiben. Das Vorhandensein von pseudopodien-ähnlichen Auswüchsen an der Endanschwellung des Fortsatzes, wie es nach der Entdeckung von Ramon y Cajal der Fall zu sein scheint, deutet auf eine amoeboïde Thätigkeit hin, so dass, wie v. Lenhossék[1]) vermuthet, es sein könnte, dass der wachsende Nerv mittelst dieser Einrichtung sich seinen Weg durch die compacten Stützzellen hindurcharbeitet.

4. Die motorischen Wurzeln der Spinalnerven.

Die motorischen Wurzeln der Spinalnerven entwickeln sich in den einzelnen Segmenten ungefähr gleichzeitig mit dem Auswachsen der peripheren Nerven der Hinterzellen und der ersten Commissurenfasern, aber beträchtlich vor dem Auftreten der dorsalen Wurzeln. Die einzelnen Segmentalnerven entstehen im allgemeinen rasch nach einander vom Kopf nach dem Schwanz zu. Beim ersten Myotom fehlt der Nerv; beim zweiten und im geringen Grad beim dritten sind die Nerven schwach entwickelt. Diese erscheinen etwas später als die nächst caudal gelegenen. Ausserdem kommen in der ganzen Reihe kleine Abweichungen von der Regel vor.

1) v. Lenhossék (95) p. 94.

Die Zellen, aus welchen die motorischen Wurzeln heraussprossen, liegen in der ventralen Hälfte des Medullarstrangs, und wie die anderen auswachsenden Neuroblasten sind sie entweder in Berührung mit der äusseren Grenzmembran oder nahe daran (Fig. 8 *m. z*). Sie verlängern sich in ventraler Richtung und werden dabei birnförmig, bald stösst das auswachsende Ende des Stiels gegen die Grenzmembran (Fig. 11). Gleich nachher durchbricht die junge Nervenfaser die Membran und wächst weiter (Fig. 12). Der Durchbruch der Membran geschieht wohl nicht ohne Widerstand, denn oft erscheint der noch nicht ausgebrochene Fortsatz etwas gegen die Membran gekrümmt, wie in Figur 11 gezeigt wird.

Das Auswachsen der motorischen Fasern geschieht bei Salmo sehr rasch, aber nicht so rasch in diesem Fall, dass man die einzelnen Stufen nicht ertappen kann, wie der Vergleich der Figuren 8, 11, 12 und 4 beweist[1]).

Der Nerv besteht im Anfang in der Regel aus dem Fortsatz einer einzigen Zelle. Ausserhalb des Medullarstrangs gelangt, setzt der Nerv sein Wachsthum in derselben Richtung fort (Fig. 12). Er drängt sich nicht direct in das Myotom hinein, obgleich letzteres in allernächster Nähe liegt, sondern er wächst weiter ventral, der medialen Grenze des Myotoms entlang, zwischen diesem und der Chorda dorsalis. Es ist bemerkenswerth, dass die erste auftretende Faser in allen Wurzeln diese Richtung einzuschlagen scheint. Andere Fasern entstehen sehr bald nach der ersten, und einige davon wachsen dann direct gegen die

1) His (89, p. 258) schreibt hierüber: „Es hat mir früher viel zu denken gegeben, dass die motorischen Fasern, wenn sie einmal da sind, sofort eine gewisse Länge besitzen. Den dorsalen Ast von Rumpfnerven sieht man gegen den Urwirbel vordringen, und der ventrale erreicht frühzeitig die hintere Grenze der Leibeshöhle. Dies weist darauf hin, dass das Anfangswachsthum der Axencylinder ein rasches sein muss, während doch späterhin die Längenzunahme der Fasern nur langsam fortschreitet. Dieses bisherige Räthsel löst sich durch den Vergleich der Keimzellen mit den Neuroblasten. Der zuerst sich bildende Faserantheil entsteht, wie wir gesehen haben, aus einem zuvor aufgespeicherten Protoplasmavorrathe, während die spätere Längenzunahme nur auf Kosten von neu angesammelten Material vor sich gehen kann.“ Hierauf folgen Messungen, die beweisen, dass die Masse des Protoplasmas, in der Keimzelle genügt, um eine lange Faser zu bilden.

Muskelplatte zu, während andere sich dorsalwärts um die Spinalganglienanlage biegen, um den dorsalen Ramus zu bilden (Fig. 4 *r. d*)[1]. Schon sehr früh ist es zu constatiren, dass die Fasern von allen Seiten her gegen die Austrittsstelle der Wurzel convergiren, wie His es beschrieben hat. Beim Lachsembryo aber treten sämmtliche Fasern eines Segmentalnervs in einem compacten Bündel aus dem Rückenmark heraus, und nicht, wie beim Menschen und manchen anderen Wirbelthieren in mehreren kleinen Bündelchen. Das Bündel verlässt den Medullarstrang beim Lachsembryo durch ein scharf umgrenztes Loch in der Membrana limitans externa.

Bald nach dem ersten Erscheinen der ventralen Wurzelfasern gelangen die ersten von den Sklerotomen kommenden Mesenchymzellen in die Gegend der Austrittsstelle des Nerven und lagern sich an die jungen Nervenfasern. In jedem Segment findet sich zunächst ein kleiner Zapfen recht dicht aneinander gedrängter Mesenchymzellen, der gegen die ventrale Kante des Medullarstrangs emporragt. Es ist wohl diese Erscheinung, die Hoffmann veranlasst hat, im Anschluss an die bekannten Angaben von Balfour, die motorischen Spinalnerven aus zelligen Auswüchsen des Medullarstrangs bei dem Forellenembryo entstehen zu lassen[2]. Es ist wahr, dass das Auftreten der embryonalen Bindegewebszellen die Klarheit der Beziehungen in Schnittbildern stört. His hat schon vor Jahren diese Irrthumsquelle klargelegt. Von den Specialverhältnissen beim Lachsembryo, die direct gegen die Lehre der zelligen Auswüchse sprechen, kann noch Folgendes aufgeführt werden: Die ersten motorischen Fasern sind schon vorhanden, ehe überhaupt lose Zellen in der Gegend der Austrittsstelle zu finden sind. Wenn man die Entwicklungsstufen genau verfolgt, indem man die Verhältnisse in successiven Metameren untersucht, so sieht man, dass die Zellhaufen allmählich gegen den Medullarstrang heraufwachsen und nicht aus diesem heraus. Der Medullarstrang ist von einer deutlichen Membran umgeben, die nur an der Austrittsstelle der Nerven unterbrochen ist. Die dort befindlichen Löcher sind nur so gross, dass die Fasern eben durchtreten können.

1) His (89) beschreibt das frühe Auftreten des dorsalen Astes bei verschiedenen Wirbelthieren.

2) Hoffmann (83) p. 47.

Erst viel später in der Entwicklung, d. h. erst wenn die motorischen Wurzeln stark entwickelt sind, treten gewisse Zellen hier aus dem Rückenmark heraus, wie gleich näher beschrieben wird.

Die weisse Substanz des Rückenmarks entwickelt sich schnell, nachdem die ersten motorischen Fasern ausgewachsen sind. Dadurch werden die motorischen, wie die anderen Neuroblasten, die zunächst gegen die Grenzmembran liegen, von der Oberfläche gedrängt und von den Nervenfasern umlagert (Fig. 14). Eine Zeit lang bleibt dann der Randschleier zellenfrei. Später begeben sich einzelne Zellen der Mantelschicht in die weisse Substanz. Man findet solche Zellen zunächst in der Nähe der Austrittsstelle der motorischen Wurzeln. Im Bereich von jeder Wurzel sind einige dieser Zellen zu treffen; aber sie sind zu der Zeit in anderen Theilen der weissen Substanz äusserst selten. Die Zellen, obschon klein, haben einen runden Kern und sind im allgemeinen den undifferenzirten Neuroblasten ähnlich. Bald nach ihrem Auftreten in der weissen Substanz wandern sie an der ventralen Wurzel aus dem Rückenmark heraus. Die Spalte in der äusseren Grenzmembran ist so eng, dass der Kern der auswandernden Zelle nicht passiren kann ohne sich durchzuquetschen, und man findet demgemäss die Kerne der auswandernden Zellen durch Druck ganz merkwürdig gestaltet. Nachdem die Zelle ausserhalb des Medullarstrangs gelangt ist, bleibt sie von den motorischen Fasern umgeben und wandert ventralwärts dem Nervenstamm entlang. Wegen des Andrangs von Mesenchymgewebe wird von diesem Punkt an die Verfolgung dieser Zellen unsicher und ihr weiteres Schicksal lässt sich vorläufig nur vermuthen. Wahrscheinlich ist es mir, dass sie motorische Elemente des Sympathicus darstellen, die dem visceralen Ast des Spinalnerven entlang wandern, um ihren Antheil an der Bildung der Grenzstranggangliен zu nehmen.

Die Angabe, dass Zellen aus dem ventralen Theil des Medullarrohrs austreten, ist selbstverständlich keine Neuigkeit. Dieser Vorgang wurde schon zuerst von Balfour (75) beim Selachierembryo beschrieben und nachträglich von verschiedenen Seiten bestätigt. Die auswandernden Zellen wurden von einer grossen Anzahl Forscher als die Bildungselemente der motorischen Nerven, sowohl vom Axencylinder als von den Nervenscheiden, betrachtet. Gegen die Richtigkeit dieser Angaben ist

besonders His aufgetreten. Wenn auch His mit Recht hervorgehoben hat, dass die motorischen Nervenfasern der Spinalnerven je aus einer einzigen im Rückenmark selbst befindlichen Zelle auswachsen und weiter, dass die Zellen, die sich den angehenden motorischen Nerven angelagert finden, nicht aus dem Medullarrohr herstammen, sondern mesenchymatischen Ursprungs sind, so ist es doch nicht berechtigt, dem embryonalen Rückenmark jegliche Abgabe von Zellen an die motorischen Wurzeln abzusprechen[1]). His ist nämlich der Meinung, dass, wenn die Zellen in der Gegend der motorischen Wurzeln die Grenze des Rückenmarks überschreiten, wie Dohrn (88) eingehend beschrieb, dies nur dann in ganz jungen Stadien geschieht, und ausserdem, dass die Zellen nur vorübergehend das Mark verlassen. Diese Einschränkungen können aber bei dem Lachsembryo nicht gelten. Hier findet die Auswanderung zu einer verhältnissmässig späten Periode statt, nachdem die motorischen Nerven gebildet sind, was übrigens

---

1) Von den zahlreichen Autoren, die über die Auswanderung von Medullarzellen längs den ventralen Wurzeln der Spinalnerven berichtet haben, giebt es eine Anzahl, die diesen Vorgang in verhältnissmässig alten Stadien beobachtet haben und die Zellen als Ganglienzellen und nicht nervenbildende Zellen aufgefasst haben. Van Wijhe (88) fand an den motorischen Wurzeln bei Pristiurusembryonen (im Stadium O von Balfour) ganglienähnliche Zellenhaufen. Dohrn (91 a und b) hat am ausführlichsten hierüber berichtet, indem er eine bedeutende Abgabe von Zellen vom Medullarrohr, nicht nur zu den Augenmuskelnerven, sondern auch zu den Spinalnerven beschreibt. Wenn nun in einer späteren Notiz Dohrn (92) zugiebt, dass ein Theil seiner Beobachtungen doch eine andere Deutung haben könnte, so hält er doch seine Angaben betreffend des Oculo-Motorius aufrecht. von Kupffer (94) beschreibt, namentlich bei Acipenserembryonen, die Bildung von Ganglien an den motorischen Wurzeln und betrachtet einen solchen motorischen Ganglion als constanten Bestandtheil der Segmentalnerven des Embryo (p. 68). Die Zellen dieser Ganglien schliessen sich nach v. Kupffer dem Ganglion der entsprechenden dorsalen Wurzel an, aber leider wird kein Aufschluss über ihre weitere Differenzirung gegeben. In dieser Beziehung ist die Angabe von Freud (78, p. 155) von Interesse, wonach Ganglienzellen — allerdings nur wenige — an den motorischen Nerven des Caudalmarks von Petromyzon vorkommen sollen. Schäfer (84) hat Ganglienzellen an den ventralen Wurzeln der Spinalnerven bei der Katze gefunden. v. Kölliker (95) hat diese Angabe bestätigt und hält die betreffenden Zellen möglicherweise für Ganglia sympathica.

beweist, dass der Austritt von Zellen nicht als Stütze der Zellkettentheorie gebraucht werden kann; die ausgewanderten Zellen können eine Strecke weit über die Grenze des Rückenmarks verfolgt werden, wo sie ganz von den motorischen Fasern umgeben liegen; und es bestehen überhaupt keine Gründe, die für eine nachträgliche Umwachsung der Zellen vom Randschleier sprechen; denn der Durchmesser des Medullarstrangs nimmt lange nach dem Austritt der Zellen überhaupt nicht zu und dann später nur sehr langsam.

Es mag wohl keinen sicheren Beweis geben, dass diese auswandernden Zellen wirklich zur Bildung der sympathischen Ganglien beitragen. Letztere sollen sogar nach bisherigen Erfahrungen ausschliesslich aus den Ganglien der dorsalen Wurzeln hervorgehen, entweder in grösseren Haufen nach Balfour (81) und Onodi (86), oder nach Angaben von His (90) und His jun. (91) als einzelne oder in Schwärmen verbundene unreife Zellen, die in den Grenzstrang überwandern. Die Angaben von den beiden letzten Forschern schliessen es aber nicht aus, dass ein Theil von den Zellen, die den ventralen Aesten der Spinalnerven entlang wandern, aus den motorischen Wurzeln herstammen[1]). Eine grosse Anzahl von den sympathischen Ganglienzellen ist bekanntlich motorisch, und es wäre nur wahrscheinlich, dass diese in genetischem Zusammenhang mit anderen motorischen Zellen ständen.

5. Die Hinterzellen und deren Nerven.

Unter der Bezeichnung Hinterzellen verstehen wir gewisse Nervenzellen, welche in dem Rückenmark der Embryonen und Larven der Ichthyopsiden und auch sogar bei Erwachsenen

1) Einzelne Angaben in der Abhandlung von His jun. (91) deuten auch darauf hin, dass nicht alle die Zellen aus den sensiblen Wurzeln herstammen. Zum Beispiel auf Seite 9 steht Folgendes: „Dagegen geht von dem Vereinigungswinkel der Wurzeln ein Schwarm von Zellen aus, der, ohne scharf begrenzte Bahnen einzuhalten, beiderseits der Bauchseite zustrebt," und auf Seite 11: „Ihre Abstammung (sympathische Zellen) aus dem Spinalganglion ist dadurch sichergestellt, dass man die Schwärme bis zur Wurzelkreuzung, und in einzelnen Fällen durch die vordere Wurzel hindurch bis zum Ganglion verfolgen kann. Im Innern der Spinalganglien habe ich Zellen der beschriebenen Art nicht beobachtet.

einiger Arten vorkommen; sie zeichnen sich durch ihre Grösse, ihre beinahe constante Lage, nahe zur dorsalen Fläche des Marks und durch ihr frühzeitiges Auftreten und ihre Differenzirung aus. Diese Nervenzellen sind unter vielen Benennungen bekannt, z. B. als Reissner-Freud'sche Zellen, Rohon'sche Zellen, Riesenzellen, colossale Zellen und Hinterzellen, sowie „cellules dorsales“ und „transient nerve cells“ (Beard). Von dieser Auswahl scheint mir, trotz des Einwands gegen den Gebrauch von „hinten“ statt „dorsal“, die Bezeichnung „Hinterzelle“ am gebräuchlichsten zu sein und ist wenigstens dem recht verbreiteten „Riesenzelle“ vorzuziehen.

Zuerst hat Rohon (84) die Aufmerksamkeit auf die Hinterzellen, von ihm Riesenzellen genannt, gelenkt, indem er ihrem Verhalten bei der Forelle eine ausführliche Beschreibung widmet. Nach Rohon liegen die Zellen in einer doppelten Reihe auf der dorsalen Seite des Rückenmarks dicht innerhalb der äusseren Grenzmembran desselben. Von dieser Stelle entsenden sie Fortsätze gegen die Eintrittsstelle der sensiblen Nervenwurzeln hin; aber ihr weiterer Verlauf oder etwaiger Ausstritt durch die dorsalen Wurzeln war nicht zu verfolgen. Rohon wies zugleich auf die Aehnlichkeit der Hinterzellen mit den Hinterzellen im Rückenmark von Petromyzon hin, die Reissner (60), Kutschin (63) und Freud (78) beschrieben hatten. Auch mit den Riesenzellen des Amphioxus wurden die Hinterzellen von der Forelle verglichen. Rohon beschrieb aber so zu sagen nur die ausgebildeten Stadien der Zellen, wie sie sich bei ausgeschlüpften Forellenlarven oder bei denen, die kurz vor dem Ausschlüpfen standen, vorfinden. Burckhardt (89) hat ähnliche Nervenzellen sowie die dazu gehörigen Fasern bei Triton beschrieben und sie den Freud'schen Hinterzellen homolog gestellt.

Seit dem Erscheinen der Rohon'schen Arbeit sind zahlreiche andere Aufsätze veröffentlicht worden, die dasselbe Thema mehr oder weniger eingehend behandeln.

Es ist aber das Verdienst von Beard (89a), zuerst auf das allgemeine Vorhandensein dieser Elemente bei den Ichthyopsiden sowohl, wie auf die vorübergehende Natur bei den meisten hingewiesen zu haben. Auch die ersten Kenntnisse der dazugehörigen peripheren Nerven stammen von demselben Forscher[1]).

1) Beard (92).

In seiner ausführlichen Arbeit[2]) liegt eine eingehende Beschreibung der ganzen Lebensgeschichte dieser Nervenelemente bei Raja batis vor. Die peripheren Nerven werden hier besonders eingehend berücksichtigt und dabei stellt es sich heraus, dass die Nerven sich zur Haut begeben, also sensibler Natur sind, anstatt, wie Beard (92) in seiner vorläufigen Mittheilung angab, sich mit den Muskelplatten in Verbindung zu setzen.

Ungefähr gleichzeitig mit dem ausführlichen Aufsatz von Beard erschien ganz unabhängig davon eine eingehende Arbeit von Studnička (95), dessen Beobachtungen sich auf alle Classen der Ichthyopsiden beziehen. Die Angaben von Beard und Studnička stimmen in vielen Hinsichten mit einander überein. Eine Abweichung besteht darin, dass letzterer, im Anschluss an die frühere Anschauung von Beard, die Nerven motorisch sein lässt, wie auch Tagliani (97) es thut. Zum Schluss stellte Studnička fest, dass die embryonalen Hinterzellen der Ichthyopsiden mit den Hinterzellen des erwachsenen Neunauges und, was mir von grosser Wichtigkeit zu sein scheint, mit den mittelgrossen Zellen (nicht den Riesenzellen) des Amphioxus homolog sind.

Es war aber erst mit Hilfe der Golgi'schen Methode möglich, das genaue Verhalten der Fortsätze der Hinterzellen zu ermitteln. Van Gehuchten (96) fand nämlich bei der Forelle, dass diese Zellen, die übrigens unipolar sind, nicht nur periphere Fasern liefern, sondern dass ihre Fortsätze sich theilen und auch Fasern abgeben, die in dem Hinterstrang verlaufen. Angesichts dieser Befunde hat Van Gehuchten im Anschluss an Freud auf die grosse Aehnlichkeit zwischen Hinterzellen und Spinalganglienzellen hingewiesen, und ist zum wichtigen Schluss gelangt, dass diese beiden Zellen homodynam sind.

Was nun das Schicksal der Hinterzellen betrifft, so ist jetzt festgestellt, dass sie bei den Selachiern und den meisten Teleostiern während des larvalen Lebens eine Rückbildung erfahren. Doch giebt es eine Anzahl, ja eine mit der weiteren Forschung immer zunehmende Anzahl Species von Knochenfischen, bei welchen die Hinterzellen das ganze Leben hindurch bestehen. Zum Beispiel wurden sie von Dahlgren (97) bei den Erwachse-

---

1) Beard (96).

nen einer ganzen Reihe Pleuronectiden entdeckt und ausführlich beschrieben. Später sind sie von Kolster (98) bei Perca und von Sargent (98) bei Ctenolabrus gefunden worden.

Es giebt noch eine beträchtliche Anzahl Arbeiten, ausser den eben besprochenen, die die Hinterzellen berücksichtigen. Es liegen aber schon sehr ausführliche historische Behandlungen dieses Themas vor, und daher hätte es wenig Zweck, die obige Uebersicht weiter in die Länge zu ziehen[1]). Ich wende mich nun zu der Zusammenfassung der eigenen Befunde, wobei die einzelnen Angaben der früheren Forscher Berücksichtigung finden werden.

Sobald die Neuroblasten sich von den Epithelzellen des Centralnervensystems hervorheben, lassen sich die Hinterzellen als eine bestimmte Säule durch ihre Lage in Querschnitten leicht unterscheiden. Sie liegen an, oder direkt dorsal von dem Niveau der Flügelkante (Fig. 7 und 10 *h. z* und Textfig. 3), einer Leiste, die in den frühen Entwicklungsstadien von der Seite des Medullarstrangs hervorragt[2]). In dieser Lage finden sich die Hinterzellen in nächster Nähe des Ganglienstrangs, der sich noch nicht vom Medullarstrang getrennt hat, wie in den Schemata (Textfig. 3 und 4) veranschaulicht wird. Diese Lage-Verhältnisse sind von Wichtigkeit wegen der Frage der morphologischen Gleichwerthigkeit der Hinterzellen und Spinalganglienzellen. Die Hinterzellensäule erstreckt sich durch die ganze Länge der Rückenmarksanlage. Einzelne Zellen lassen sich bei Embryonen von verschiedenem Alter in dem caudal gelegenen Theil des Medullarstrangs unterscheiden, während derselbe noch im Zusammenhang mit der Epidermis ist (Fig. 7).

Mit den Hinterzellen treten gleichzeitig andere Neuroblasten im Rückenmark auf und einige von diesen, zum Beispiel die Commissurenzellen, finden sich nahe der Hinterzellensäule in etwas ventraler Richtung davon, so dass, ehe die Nervenfortsätze hervorsprossen und eine charakteristische Richtung einschlagen, diese beiden Zellarten dann und wann miteinander verwechselt werden könnten[3]).

---

1) Rohon (84), van Gehuchten (96), Studnička (95) und Dahlgren (98) erörtern sehr eingehend die Angaben anderer Autoren und geben auch sehr vollständige Literaturverzeichnisse.

2) Siehe Seite 12.

3) Diese Angaben stimmen nicht mit denen von Rohon (84)

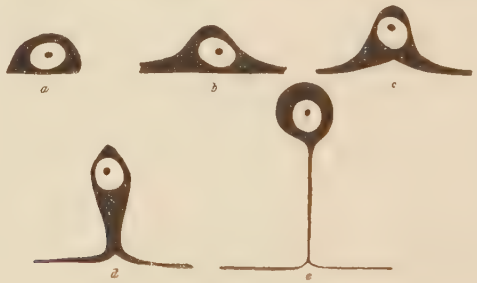
Obgleich die Hinterzellen schon in noch jüngeren Embryonen aufzufinden sind, so sind sie in dem Stadium IV noch meistens undifferenzirt rund oder polygonal (Fig. 15 und 16). In diesem Stadium fangen die Zellen an, sich in der Längsrichtung zu strecken, wodurch sie sich von den Commissurenzellen unterscheiden, die sich ventralwärts in der Querebene verlängern. In den Fig. 15 und 16 deuten die Hinterzellen bei *b* und *c* dieses Längswachsthum an. Das Wachsthum dauert fort und dadurch entstehen in Zusammenhang mit den meisten von diesen Zellen zwei entgegengesetzte Ausläufer oder Fortsätze, von denen sich der eine kopfwärts, der andere caudalwärts richtet (Fig. 23). Die Fortsätze liegen wie die Zellen direct innerhalb der äusseren Grenzmembran des Medullarstrangs, und da der Zellleib sich medialwärts hervorwölbt, sind die Zellen, obgleich bipolar, nicht gerade spindelförmig. Gleichzeitig mit der Ausbildung der Fortsätze findet eine Grössenzunahme des Zellleibs statt, die mit den üblichen Veränderungen in der Structur des Protoplasmas zusammenfällt[1]). Diese Fortsätze bilden den ersten Anfang der Hinterstränge, die zunächst und auch für eine relativ lange Zeit noch ganz an der Seite des Medullarstrangs gelegen sind. Sie sind die ersten auftauchenden Faserbündel des ganzen Centralnervensystems.

Während die Fortsätze weiter auswachsen, dehnt sich allmählich der Zellleib der Hinterzelle nach der Mittelebene des Embryos aus, wobei der Kern meistens eine excentrische Stellung einnimmt. Die ganze Zelle rückt sogar langsam von der Flügelkante ab und nähert sich somit der dorsalen Mittellinie des

überein. Dieser Forscher lässt die Hinterzellen zwar zu einer relativ frühen Zeit auftreten und stellt sogar den Satz auf (p. 43), dass zur Zeit der Entwicklung dieser Zellen keine Spuren von anderen nervösen Elementen im Centralnervensystem zu finden waren. Doch verlegt Rohon die Zeit des Auftretens der Hinterzellen auf ca. den vierzigsten Tag der Entwicklung (bei einer Wassertemperatur von 9° C.) oder nur zehn bis fünfzehn Tage vor dem Ausschlüpfen. Bei den von mir untersuchten Lachsembryonen sind zu dieser Zeit nicht nur die Hinterzellen vollständig fertig ausgebildet, sondern auch die motorischen, die Commissurenzellen und verschiedene Strangzellen bezw. -Fasern sind schon längst differenzirt. Es ist klar, dass Rohon die ersten Entwicklungsstadien von den verschiedenen Nervenzellen nicht unter Augen gehabt hat.

1) Vergl. p. 54.

Medullarstranges[1]). Da aber die Fortsätze in ihrer ursprünglichen Bahn bleiben, wird der Zellleib etwas ausgezogen und die Wurzeln der Fortsätze verlaufen im Anfang schräg lateralwärts, um gleich in die reine Längsrichtung umzubiegen (Fig. 24). Indem die Zelle weiter von der Faserbahn sich entfernt, wird der Verbindungsstrang zwischen beiden etwas dünner ausgezogen (Fig. 25 und 26) und der Hauptttheil des Protoplasmas häuft sich mehr und mehr um den Kern herum. Wenn schliesslich die Zelle ihre definitive Lage in oder nahe der Medianebene erreicht hat, ist sie mit den Längsfasern nur durch einen querverlaufenden, recht dünnen Fortsatz verbunden (Fig. 27). Mit anderen Worten ist aus einer oppositipol bipolaren Zelle eine unipolare Zelle geworden, deren einziger Fortsatz sich an der Stelle, wo die Zelle ursprünglich lag, T-förmig theilt, um eine auf- und eine absteigende Strangfaser zu bilden. Die Formumwandlung wird in der beigegebenen Textfigur veranschaulicht.



Textfig. 6.
Schema der Formumwandlung der Hinterzellen.

Diese Umwandlung entspricht genau derjenigen, welche die Spinalganglienzellen durchmachen[2]). Nur in dem Fall der

1) Tagliani (95) hat schon die Angabe gemacht, dass die Hinterzellen (cellule giganti) im dorso-lateralen Theil des Embryonalmarks entstehen und später in die Deckplatte nach oben wandern. Leider giebt er nicht an, bei welchen Fischembryonen er diesen Vorgang beobachtet hat. Die Formumwandlung, die gleichzeitig mit der Wanderung stattfindet, beschreibt er nicht.

2) In Zusammenhang hiermit ist eine Angabe von Ramon y Cajal (94, p. 167), die später von Lugaro (94) unabhängig gefunden wurde, von hohem Interesse. Die Zellen der äusseren Körnerschicht des Kleinhirns sind nämlich bei Säugethieren zunächst bipolar und mit horizontalen Ausläufern versehen. Sie versinken allmählich

Hinterzellen ist eine thatsächliche Ortsbewegung zu constatiren — ob activ oder passiv muss dahingestellt bleiben —, die als directe Ursache der Formverwandlung zu betrachten ist. Ob bei den Spinalganglienzellen ein ähnliches Moment wirkt, geht nicht aus den Angaben von His [1]) hervor, der bekanntlich diesen Vorgang entdeckt hat. Wohl aber erfolgt nach der Auffassung von v. Lenhossék [2]) die Umwandlung der Spinalganglienzellen durch mechanische Momente, die die bipolaren Zellen aus dem directen Verlauf der Nervenwurzel zur Peripherie derselben drängen.

Ausser den primär bipolaren Hinterzellen giebt es auch solche, die von Anfang an nur einen Fortsatz haben, der eine absteigende oder eine aufsteigende Richtung einschlägt (Fig. 21) [3]). Durch das Heraufrücken nach der dorsalen Mittellinie des Medullarrohrs werden diese Zellen, wie es bei den bipolaren geschieht, in ihrer Gestalt umgewandelt [4]).

Der Verlauf des Zellausläufers der ausgebildeten Hinterzelle bis zum Hinterstrang entspricht zuerst beinahe dem Gewölbe der Rückenmarksoberfläche, d. h. der Fortsatz biegt sich sanft ventralwärts, um den Hinterstrang zu erreichen (Fig. 32), welcher in den jungen Stadien weit lateral, direct dorsal vom Seitenstrang liegt [5]). Erst später nehmen die Hinter-

---

in die Tiefe, wobei eine sich T-förmig theilende, fadenförmige Verbindung zwischen Zellleib und Ausläufern zurückbleibt. Der Gedanke liegt nahe, dass vielleicht diese Art Transformation bei der Histogenese der Nervenelemente sehr verbreitet sei.

1) His (87).

2) v. Lenhossék (95) p. 265.

3) Es ist kaum möglich, das Zahlverhältniss zwischen den unipolaren und bipolaren Zellen zu bestimmen, denn in Schnittpräparaten werden offenbar eine grosse Anzahl Fortsätze abgeschnitten, wodurch bipolare Zellen zu unipolaren gemacht werden könnten,

4) Bei Ctenolabrus findet Sargent (99, p. 222) eine Anzahl Hinterzellen, deren Axonen einfach bleiben, während die meisten sich je in eine ab- und eine aufsteigende Strangfaser theilen.

5) Rohon (84) hat den Verlauf von diesem Ausläufer beobachtet und abgebildet und fasst ihn als dorsale Wurzelfaser auf, obgleich er nicht im Stande war, den eigentlichen Austritt aus dem Rückenmark zu beobachten. Er schreibt: (p. 55) „Sie (die Ausläufer) erstrecken sich von der Zelle im Zwischenraum zwischen der Membran prima und der Oberfläche des Markes gegen die Stelle hin, wo die dorsalen

stränge durch einen mächtigen Zuwuchs von Fasern an Masse zu. Dadurch werden die zu den Hinterzellen gehörenden Fasern in die Tiefe gedrängt und nach der Mittelebene gerückt. Hierdurch erklärt sich, weshalb in dem Rückenmark der Erwachsenen von jenen Knochenfischarten, bei denen die Hinterzellen während des Lebens bestehen, der Ausläufer der Zelle zuerst rein ventral verläuft, um nahe zur Mittelebene in den Längsstrang umzubiegen, wie Dahlgren und Sargent es beschrieben haben.

Während wohl die Mehrheit der Hinterzellen nur solche Fasern bilden, die ausschliesslich im Centralnervensystem verlaufen, so giebt es auch eine grosse Anzahl, aus denen periphere Fortsätze entstehen. In den Anfangsstadien sind die beiden Zellarten nicht von einander zu unterscheiden, aber kurz nachdem die Strangfasern gebildet sind, lassen einige von den Zellen periphere Auswüchse hervorsprossen (Fig. 17 *h. n.*). Zunächst stumpf und protoplasmatisch und nur eine Ausbuchtung an der Flügelkante hervorrufend, brechen sie bald durch die äussere Grenzmembran des Rückenmarks und wachsen zu einer sehr dicken, äusserst scharf contourirten, quer verlaufenden Nervenfaser aus (Fig. 18). Diese peripheren Fasern entstehen entweder direct am Zellleib oder an einem der Längsausläufer, an einer Stelle, die nicht weit vom Zellleib entfernt liegt [1]).

Die peripheren Nerven sind metamer geordnet (Fig. 5). Sie entspringen in ungefähr derselben Querebene wie die motorischen Wurzeln, aber da der dorsale Theil der Myosepten schräg nach hinten abläuft, entspricht die Lage der Nerven den Septen und nicht

---

Wurzelfasern die Membrana prima durchsetzen und können nur die Bedeutung von dorsalen Wurzeln haben." His (89) hat auch die Hinterzellen des Forellenembryo erwähnt und abgebildet, jedoch ohne die Beziehung derselben zu dem Hinterstrang zu zeigen. Die von Retzius (93) abgebildete Hinterzelle stammt jedenfalls aus einem älteren Stadium, bei welchem der Hinterstrang schon in die Tiefe gedrängt ist.

1) Das Auswachsen der peripheren Fasern verläuft auf dieselbe Weise, wie bei den anderen Nervenfortsätzen, wofür auf die Beschreibungen von His (89) und auf Seite 57 sq. des vorliegenden Aufsatzes hingewiesen wird. Von dem Auswachsen oder „Spinnen" von Fasern seitens der Hinterzellen bei Raja hat Beard (96, p. 393) eine treffliche Beschreibung gegeben.

den Myotomen selber. Die Nerven verlaufen demgemäss nach dem Austreten aus dem Rückenmark zuerst ungefähr quer in den kleinen Einsenkungen zwischen aufeinanderfolgenden Urwirbeln, um sich ausserhalb derselben sanft ventralwärts zu biegen. Zwischen Urwirbel und äussere Haut gelangt, wachsen sie rasch in ventraler Richtung weiter (Fig. 18). An günstig getroffenen Stellen lässt sich eine einzige Nervenfasser in der Bauchwand bis zum Niveau des Darmrohres verfolgen (Fig. 6). Die Bilder, die die Lachsembryonen liefern, sind in dieser Hinsicht manchmal fast identisch mit den von Beard nach Raja batis wiedergegebenen. Häufig, wohl in der Mehrzahl der Fälle, betheiligt sich nur eine einzige Zelle an dem Aufbau eines Segmentalnerven. In anderen Fällen (Fig. 17) sind zwei Zellen mit peripheren Ausläufern versehen, die zu einem Stamm sich vereinigen; aber mehr als zwei betheiligte Zellen in einem Segment habe ich nicht beobachten können.

Nach Verlassen des Medullarrohrs ist die Nervenfaser ein nackter Axencylinder, der bedeutend dicker als die übrigen Nervenfasern ist. Nur an der Austrittsstelle sind manchmal einzelne Zellen der Ganglienleiste vorhanden, aber in dem weiteren Verlauf zwischen Muskelplatte und Epidermis sind keine losen Zellen vorhanden (Fig. 6), wie überhaupt keine Elemente, die sich verdächtigen liessen, einen Antheil an der Bildung der Fasern genommen zu haben.

Die Regelmässigkeit der Bilder ist bemerkenswerth. In dieser Beziehung stellt der Lachsembryo einen Gegensatz zu dem Rajaembryo dar. Beim ersteren kommen sporadische oder extramedulläre Hinterzellen nur sehr selten vor, und selbst dann liegen sie in nächster Nähe des Rückenmarks. Dagegen sind bei Raja und vielen anderen Selachiern die peripher gelegenen Zellen, nach Beard, in grosser Anzahl vorhanden; ein Lieblingsort derselben ist auf oder zwischen den Zellen der Urwirbel. Die Structur der Nerven, die aus diesen Zellen hervorgehen, ist sehr variabel [1]). In den allereinfachsten Fällen ist das Verhalten wie beim Lachsembryo, d. h. der Nerv ist ein Ausläufer einer einzigen Zelle. In anderen Fällen sind peripher gelegene Ganglienzellen vorhanden; manchmal sind zwei davon dicht zusammen;

1) Beard (96, p. 386).

der Nervenfortsatz der einen verläuft peripherwärts, der der anderen centralwärts. Auch bildet Beard Fälle ab, wo eine Faser zwischen zwei Zellen verläuft und beide mit einander zu verbinden scheint. Andere Nerven scheinen aus Zellketten zu bestehen, und wieder andere sind einfache Fasern, auf denen aber Ganglienzellen sich fest anschmiegen [1]).

Ueber die Art und Weise, wie die Nerven endigen, kann ich nichts Bestimmtes berichten. In ihrem Verlauf scheinen sie kleine Aestchen abzugeben, die sich nach der Haut hin wenden. Doch können dieselben mit grosser Leichtigkeit mit Gerinnselfäden, die auch überall vorkommen, verwechselt werden. Sicher ist es aber, dass die Nerven Hautnerven sind, und dass sie keine motorische Function haben. Der Umstand, dass nach Verlassen des Rückenmarkes die Nerven in der kleinen Einsenkung zwischen zwei nebeneinander liegenden Myotomen verlaufen, verursacht oft Trugbilder an Querschnitten, die die Auffassung veranlassen konnten, dass die Nerven in der Muskelplatte selber endigten; selbst sehr dünne Querschnitte, die in die Ebene der Myosepten fallen, enthalten etwas von dem Myotomgewebe, das die Nerven überdeckt (Fig. 17 und 18). Genaue Einstellung lässt aber in allen Fällen, wo die Nervenfaser nicht gerade durch das Mikrotomiren mitten in ihrem Verlauf abgeschnitten wurde, constatiren, dass der Nerv glatt an dem embryonalen Muskelgewebe vorbeizieht. Noch besser beweisen dies die schrägen Längsschnitte (Fig. 5). In dieser Hinsicht stimmen die Befunde beim Lachsembryo mit den an Selachiern geltenden Angaben von Beard [2]) überein.

Die metamere Anordnung der Hinternerven ist eine Eigenschaft, die, soweit mir bekannt, nur der Amphioxus mit dem Teleostierembryo gemeinschaftlich hat [3]). Bei Raja, wie Beard ausdrücklich betont, fehlen gänzlich alle Spuren einer Segmentation [4]). Auch bei dem Lachsembryo ist die Metamerie nicht

---

1) Vergleiche p. 83.

2) Die ersten diesbezüglichen Angaben von Beard (92) wichen hiervon ab, wie auch die Angaben von Studnička, was sich durch die Trüglichkeit der Querschnittbilder erklären lässt.

3) Studnička (95) macht leider keine Angaben über die etwaige Metamerie der Hinternerven bei Ammocoetes, Pristiurus, Rana, Bufo etc.

4) Beard (96) p. 384.

ganz vollkommen; denn die Hinternerven sind in den kopfwärts vom siebenten gelegenen Segmenten überhaupt nicht zu treffen, und sie fehlen bei jedem Exemplar auch hier und da an verschiedenen Stellen, wo sie sonst vorzukommen pflegen. Die Anzahl der Segmente, wo die Nerven zufälligerweise ausbleiben, beträgt aber nicht ein Viertel der ganzen Segmentzahl.

Während die peripher verlaufenden Nervenfasern aus den Hinterzellen hervorsprossen, rücken die Zellen wie die anderen Hinterzellen allmählich nach der dorsalen Mittellinie des Rückenmarks zu (Fig. 6). Gleich den anderen Hinterzellen wird dadurch ihre Form verändert, indem aus einer bipolaren Zelle eine unipolare wird, deren einer Forsatz sich T-förmig theilt. Die Zweige verlaufen dann, wie ursprünglich, in den Hintersträngen. Der periphere Fortsatz, der dicker als die anderen ist, zweigt in der grossen Mehrheit der Fälle von einem der Längsfortsätze ab und begiebt sich direct lateralwärts (Figg. 5, 19 und 22).

Die Gesammtverhältnisse der zu einer Zelle gehörenden Fortsätze lassen sich in den ausgebildeten Stadien kaum an Schnitten beobachten, die nach den gewöhnlichen embryologischen Methoden behandelt sind. Ueberhaupt ist die Verbindung zwischen peripheren Fasern und Zellen einige Tage nach der Entstehung der ersteren schwer oder gar nicht zu constatiren. Um so mehr kommen deshalb die Resultate zu statten, die Van Gehuchten (96) mit Hülfe der Chromsilber-Methode gewonnen hat. Van Gehuchten hat nämlich gefunden, dass die betreffenden Zellen bei älteren Embryonen und Larven der Forelle [1]) unipolar sind und dass der einzige Ausläufer einer jeden Zelle sich in der Querebene nach dem Hinterstrang begiebt, wo er sich auf zwei verschiedene Arten vertheilen kann. In dem einen Fall theilt er sich in eine dünne Faser, die in dem Hinterstrang weiter verläuft und eine dicke, die durch die hintere Wurzel das Rückenmark verlässt und sich peripherwärts wendet, in dem anderen Fall theilt er sich T-förmig in einen aufsteigenden und einen absteigenden Ast, die beide in dem Hinterstrang verlaufen, von denen aber der eine dünn ist und

1) Die Embryonen waren vierzig bis sechsundvierzig Tage bebrütet und standen unmittelbar vor dem Ausschlüpfen. Sie sind also beträchtlich älter als die von mir benützten.

der andere dick; letzterer theilt sich nach einem mehr oder weniger langen Verlauf wieder in einen dicken peripher verlaufenden Nerv und eine dünnere Strangfaser [1]). Dieses Verhalten, welches nach meinen Beobachtungen die Regel zu sein scheint, wird in dem Schema (Textfigur 7 *c*) dargestellt. Es entspricht dem, was aus der in Fig. 22 abgebildeten Zelle im Verlauf der Entwicklung geworden wäre, wenn sie ihre definitive Lage an der dorsalen Mittellinie des Medullarrohrs erreicht hätte. Die Hauptphasen der Umwandlung von der mit peripherem Fort-

Textfig. 7.
Schema der Formumwandlung der mit peripherem Fortsatz versehenen Hinterzellen.

satz versehenen Zelle lassen sich im Schema (Textfigur 7) darstellen, wovon die letzte Stufe (*c*) unter Benutzung der Angaben von Van Gehuchten hergestellt wurde.

1) In seinen Schlussbemerkungen erwähnt Van Gehuchten diesen zweiten Fall gar nicht, sondern er fasst in den folgenden Worten seine Resultate zusammen (p. 508): „Ces cellules ont de particulier et de caracteristique qu'elles sont pourvues d'un prolongement unique, lequel, à une distance assez longue de la cellule d'origine, se divise en une branche grêle et délicate, devenant une fibre constitutive du cordon postérieur, et une branche plus épaisse qui sort de la moëlle et pénètre dans une racine postérieure pour devenir le cylindre-axe d'une fibre périphérique."

Die Angaben von Aichel (95) stimmen weniger mit den meinigen überein und weichen demgemäss auch von den Van Gehuchtenschen ab. Aichel, der auch mit der Golgi'schen Methode gearbeitet hat, findet zwar, dass die Ausläufer der Hinterzellen beim Eintritt in die Längsbündel sich T-förmig theilen, lässt aber die dadurch entstandenen Strangfasern, sowohl in dem Vorder- und Seitenstrang als in dem Hinterstrang verlaufen. — Eine einzige Zelle, die er übrigens multipolar findet, soll sogar Fasern an alle drei Bündel liefern. Ein solches Verhalten lässt sich aber kaum mit der Entstehungsweise der Zellen in Einklang bringen. Es erklärt sich vielleicht dadurch, dass Ausläufer von mehreren Zellen aufeinander gelagert werden.

Ueber die ausgebildeten Hinterzellen sind hier nur einige Abweichungen von früheren Angaben zu berücksichtigen. Was die äussere Form der Zellen betrifft, so ist es sicher, dass die grosse Mehrheit unipolar ist, wie oben schon beschrieben wurde. An wohl conservirten Exemplaren ist der Zellleib rund oder birnförmig; von einer Seite desselben verläuft lateralwärts ein dicker Fortsatz (Fig. 28). Wohl giebt es dann und wann Zellen, die nebenbei auch einen Längsausläufer direct vom Zellleib entsenden; solche sind jedoch nur selten. Eine andere Form von Hinterzellen kommt etwas häufiger vor. Diese liegen meistentheils recht weit von der Mittelebene entfernt. Sie sind bipolar; einer von den beiden Ausläufern erstreckt sich nach der entgegengesetzten Körperseite, wie Rohon beschrieben hat [1]). Die von Rohon beschriebenen dendritenartigen Ausläufer habe ich nicht gefunden. Es ist mir nicht unwahrscheinlich, dass diese durch die bei der Conservirung stattgefundenen Schrumpfungen hervorgerufen sein könnten. Diese Vermuthung wird auch dadurch bestärkt, dass nach Van Gehuchten keine Dendritenfortsätze an Golgi'schen Präparaten erscheinen [2]).

Aus dem Vorhergehenden ist es ersichtlich, dass die Hinterzellen unter einander beträchtliche Verschiedenheiten aufweisen, indem einige nur Strangfasern und andere auch periphere Fasern bilden; wieder andere entsenden eine Quercommissurenfaser nach der entgegengesetzten Körperseite. In den Vorstufen sind sie aber alle gleich, und entstammen aus einer bestimmten Säule des Rückenmarks. Die verschiedenen Formen sind nur Abweichungen von einem Typus [3]).

1) Rohon (84, p. 45).

2) Sargent (98, p. 217) hat an den Hinterzellen bei Ctenolabrus kurze Fortsätze gefunden, die er für Dendriten hält.

3) Van Gehuchten (97) hat schon die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, dass die Hinterzellen verschiedene Elemente sind. Er unterscheidet nämlich zwischen dorsalen Wurzelzellen (cellules dorsales radiculaires) und dorsalen Strangzellen (cellules dorsales des cordons). Ferner meint Van Gehuchten, dass bei den verschiedenen niederen Wirbelthieren entweder die einen oder die anderen ausschliesslich vorkommen. Die Wurzelzellen sollen bei Petromyzon, Forelle (auch wohl bei Selachiern und Anuren), die Strangzellen bei Salamandra und Tropidonotus sich finden. Das Vorhandensein von beiden Zellarten bei Salmo, und der Umstand, dass sie aus einer Anlage hervorgehen, zeigen, dass wir keinen Anstand zu nehmen brauchen, die Hinterzellen von verschiedenen Wirbelthieren mit einander homolog zu stellen.

Ueber die Verbreitung der grossen Hinterzellen im Centralnervensystem des Salmenembryo stimmen meine Erfahrungen nicht völlig mit denen von Van Gehuchten überein. Niemals habe ich solche Zellen oral von der Gegend des vierten Myotoms, d. h. vor dem ersten Wirbelbogen, bei einer älteren Larva getroffen, obgleich in den allerfrühesten Entwicklungsstadien gewisser Neuroblasten an der Flügelkante sich auch im Vagusgebiet vorfinden. Da die ausgebildeten Hinterzellen an gefärbten Sublimatpräparaten kaum zu übersehen wären, so ist es anzunehmen, dass die im Hinterkopf gelegenen Neuroblasten nie zu einer auffallenden Grösse auswachsen. Van Gehuchten dagegen giebt an, dass grosse Hinterzellen auch in dem verlängerten Mark vorkommen, und in vier von seinen sieben Figuren, in denen die Hinterzellen dargestellt werden, bildet er Schnitte durch das verlängerte Mark ab. Vielleicht liegt die Abweichung daran, dass Van Gehuchten Forellen-, während ich Lachsembryonen benutzte, aber es kommt mir viel wahrscheinlicher vor, dass es sich in den Präparaten von Van Gehuchten um eine Imprägnirung von etwas kleineren Elementen handelt, die ein ähnliches Verhalten aufwiesen, wie sonst die Riesenhinterzellen.

Bezüglich des Schicksales der grossen Hinterzellen beim Lachs ist es unzweifelhaft, dass sie während des larvalen Lebens zu Grunde gehen [1]). Dies geschieht auf ungefähr dieselbe Weise wie bei Raja nach Angaben von Beard [2]). Gleichzeitig mit

1) Beard (96, p. 391).

2) Im Gegensatz zu dem Verhalten bei den Selachiern und bei dem Lachsembryo ist es eben so sicher festgestellt, dass bei gewissen Knochenfischen die grossen Hinterzellen während des ganzen Lebens verharren. Die Zellen, die Dahlgren (97) bei Pleuronectiden, Kolster (98) bei Perca und Sargent (98) bei Ctenolabrus beschrieben haben, weisen eine so grosse Aehnlichkeit mit den bei Lachsembryonen vorkommenden Hinterzellen auf, dass ihre Gleichwerthigkeit nicht zu bezweifeln ist. Besonders bei dem letztgenannten lässt sich der Vergleich bis in die Einzelheiten durchführen. Die Zellen sind nämlich unipolar; der Fortsatz verläuft ventralwärts und theilt sich in dem Hinterstrang in den meisten Fällen (zwei Drittel nach Sargent) in einem aufsteigenden Ast und einem absteigenden. Diese bilden ein gesondertes Bündel von Fasern. Ferner giebt Sargent an, dass dieses Bündel bis zur ventralen Wurzel des Trigeminus sich begiebt, durch welche es das Hirn verlässt.

dem Schwund des Dottervorraths schrumpfen die Zellen zusammen (Fig. 29 und 30). Das Protoplasma verliert seine körnige Beschaffenheit und wird homogen. Der runde Kern schrumpft und wird eingeknickt, und schliesslich verschwindet die ganze Zelle bis auf unbedeutende Spuren. Die peripheren Fasern werden viel eher in der Entwicklung unsichtbar. Schon im Stadium XII sind sie wenigstens nicht mehr an Embryonen aufzufinden, die mit Sublimat oder Chrom-Osmo-Essigsäure behandelt worden sind. Damit soll aber nicht behauptet werden, dass sie zu Grunde gegangen seien. Im Gegentheil ist kein Grund vorhanden, daran zu zweifeln, dass sie länger persistiren, da nach Van Gehuchten sie bei ausgeschlüpften Larven mit Chromsilber sich imprägniren lassen. Die Zunahme des Mesenchymgewebes, das bald Fasern erzeugt, wäre eine hinreichende Erklärung, weshalb die Nerven an gewöhnlichen Präparaten nicht zu Tage treten.

Ueber die morphologische Bedeutung der Hinterzellen kann man angesichts unserer jetzigen Kenntnisse zu klaren Vorstellungen gelangen.

Beim Amphioxus sind die Vertreter der Hinterzellen zweifelsohne in den bipolaren mittelgrossen Ganglienzellen von Rohde (88) zu erblicken. Diese Ansicht wurde zuerst von Studnička betont[1]). In der Begründung dieser Auffassung beruft sich Letzterer zutreffenderweise auf die Angaben von Retzius (91), der mittelst der Methylenblau-Methode vom Verhalten der verschiedenen Nervenzellen des Amphioxus eine klare Darstellung gegeben hat. Retzius findet, in Uebereinstimmung mit Rohde, dass die bipolaren mittelgrossen Zellen in zwei longitudinalen

---

1) v. Kupffer (94, p. 73) hatte sich schon dahin ausgesprochen, dass die peripheren Fasern der Rohon'schen Hinterzellen den dorsalen sensiblen Fasern von Amphioxus entsprächen. Studnička (95) hebt hervor (p. 21), dass Rohon und die meisten anderen früheren Autoren die Hinterzellen mit den sogenannten „colossalen Ganglienzellen" des Amphioxus homolog gestellt haben, was aber angesichts ihres Verhaltens im Centralnervensystems nicht haltbar sei. Beard (96. p. 400), der jegliche Homologie der Hinterzellen mit Zellen des Amphioxus ablehnt, hat speciell den Vergleich mit den colossalen Zellen einer Kritik unterzogen. Die v. Kupffer'sche Auffassung, dass die peripheren Nerven der Hinterzellen mit den peripheren sensiblen Nerven des Amphioxus homolog seien, weist Beard zurück, ohne die von Retzius ermittelten Befunde beim Amphioxus überhaupt zu berücksichtigen.

Reihen liegen, der Mittelebene des Thieres symmetrisch angeordnet. Der Wortlaut von Retzius (p. 42) sei hier wiederzugeben: „Sie [die Zellen] entsenden nach vorn und hinten je einen Fortsatz . . . Was nun aber die Fortsätze anbelangt, so geht in der That, wie eben erwähnt, von jeder Zelle der eine nach vorn und der andere gerade nach hinten . . . Beide ziehen weite Strecken nach vorn und hinten; in der Gegend einer sensiblen Wurzel, in der Regel der zunächst gelegenen, theilt sich der Fortsatz in zwei Fasern, von denen eine in derselben Richtung weiter verläuft, während die andere in die sensible Wurzel hineintritt".

Hieraus ist es ersichtlich, dass diese Zellen des Amphioxus in allen Hinsichten mit einem frühen Entwicklungsstadium der Hinterzellen des Lachsembryo übereinstimmen (Fig. 19 u. 24). Die Aehnlichkeit der beiden Zellarten wird noch dadurch erhöht, dass der Zellleib von den „mittelgrossen" Zellen immer etwas medial von der Faserbahn liegt, so dass die Zellen des Amphioxus auch auf der ersten Stufe eines Uebergangs in den unipolaren Typus stehen. Ja, einige davon sind fast unipolar mit T-förmig verzweigtem Fortsatz.

In Zusammenhang hiermit sind die Befunde bei Petromyzon von hohem Interesse. Nach Angaben von Freud (78) giebt es auch hier gewisse Zellen, Hinterzellen genannt, die sich wie die bipolaren Zellen des Amphioxus verhalten [1]. Bei Petromyzon liegen die bipolaren Hinterzellen in den tieferen Schichten des Rückenmarks. Jede Zelle entsendet eine Strangfaser und von dem anderen Pol eine Faser, die das Rückenmark durch die hintere Wurzel eines Spinalnerven verlässt und sich peripherwärts begiebt. Was aber von grosser Wichtigkeit ist, ist, dass Freud diese Zellen mit den Spinalganglienzellen vergleicht und zu dem Schluss kommt, dass sie morphologisch gleichwerthige Elemente sind. Er weist nämlich nach, dass die von beiden Zellarten entspringenden Fasern sich gleich verhalten, und auch, dass es wechselseitige Beziehungen zwischen der Anzahl in einem Spinalganglion und der Anzahl Hinterzellen in dem entsprechenden Metamer des Rückenmarks giebt. So finden sich zum

1) Freud schenkt den Angaben der früheren Autoren bezüglich dieser Zellen, namentlich denen von Kutschin (63) und Reissner (60) ausführliche Berücksichtigung, so dass ich mich mit dem Hinweis auf seine Darstellung begnügen kann.

Beispiel in der Schwanzgegend verhältnissmässig wenig Zellen in den Spinalganglien, aber viele Hinterzellen [1]). Weiter hat Freud auch nachgewiesen, dass es an verschiedenen Stellen im Verlauf der sensiblen Spinalwurzeln Zellen giebt, die den Hinterzellen und den Spinalganglienzellen gleich sind [2]), und hinsichtlich ihrer Lage eine intermediäre Stellung zwischen den beiden Zellarten einnehmen [3]). Diese Umstände zeugen für die Richtigkeit der von Retzius allerdings mit Vorbehalt aufgestellten Hypothese, dass die Vertreter der Spinalganglienzellen der höheren Wirbelthiere in den mittelgrossen bipolaren Zellen des Amphioxus zu sehen sind [4]).

Es bleibt noch übrig, den Nachweis zu liefern, dass die bei Petromyzon und anderen Ichthyopsiden-Embryonen vorkommenden Riesenhinterzellen mit den Hinterzellen des erwachsenen Neunauges identisch seien. Dieses wird durch die Ermittelungen von Studnička erwiesen, der die embryonalen Hinterzellen durch verschiedene Entwicklungsstadien verfolgt hat, bis sie schliesslich, nach Wanderung in die tieferen Schichten des Rückenmarks zu denen des Erwachsenen wurden. Dass die Riesenhinterzellen bei allen Ichthyopsiden-Embryonen homolog sind, eine Ansicht, die von Beard (89) begründet wurde, wird von Niemand bezweifelt.

Diese Vergleiche genügen, um die Gleichwerthigkeit der Hinterzellen und Spinalganglienzellen festzustellen. In der Geschichte des Lachsembryos sind aber noch wichtige diesbezügliche Thatsachen zu finden, worauf Van Gehuchten nach Ver-

1) Freud (78, p. 144).

2) Ibid. p. 137.

3) Die Worte von Freud lauten (p. 142): „Die Aehnlichkeit der Hinterzellen und Spinalganglienzellen, das Vorkommen von Zellen an verschiedenen Strecken zwischen Spinalganglien und Hinterhorn, endlich die der Entwicklungsgeschichte entnommene Thatsache, dass die Spinalganglienzellen bloss aus dem Rückenmark herausgedrückte Elemente des Hinterhorns sind, lassen es wahrscheinlich erscheinen, dass die Spinalganglien und Hinterzellen Elemente von gleicher Bedeutung sind, jede Zelle dazu bestimmt, eine Faser der hinteren Wurzeln in sich aufzunehmen. Spinalganglion und Hinterhorn würden zusammen eine Zellenmasse für den Ursprung der hinteren Wurzeln bilden, die vergleichbar ist den Zellenmassen in den Vorderhörnern, aus denen die vorderen Wurzeln entstehen."

4) Retzius (91, p. 45).

gleichung der ausgebildeten Stadien dieser beiden Zellarten bei der Forelle hingewiesen hat. Er begründet die Homologie auf Aehnlichkeit in der Form, auf die Beziehungen der daraus entspringenden Fasern und auf den Umstand, dass beide Zellgruppen aus demselben Theil des Nervensystems entstammen. Wie aus der obigen Beschreibung hervorgeht, sind ihre Lagebeziehungen in den jüngsten Entwicklungsstadien sehr intim; indem die Hinterzellen an den lateralen Theil des Ganglienstrangs angrenzen (Fig. 9 und 10 und Textfiguren 3 und 4). Auch ist es wohl von Wichtigkeit, dass, wie die vorliegende Untersuchung zeigt, die Hinterzellen sowohl wie die Spinalganglienzellen ursprünglich bipolar sind und dass ihre Unipolarität eine secundäre Erwerbung ist.

Hinsichtlich der Lage dieser sensiblen Neuronen weisst die Wirbelthierreihe demgemäss verschiedene Stufen auf, von der primitivsten Anordnung, wo sämmtliche Zellen, die dorsale Wurzelfasern liefern, im Centralnervensystem bleiben, bis zu der am meisten modificirten, wo alle Zellen der sensiblen Nerven in den Ganglien liegen. Amphioxus ist das einzig bekannte Exemplar der ersten Art[1]) Petromyzon und einige Knochenfische stellen in dieser Hinsicht ein Uebergangsstadium dar, indem die Zellen der peripher verlaufende sensible Nervenfasern entsenden, theils im Rückenmark, theils in den Spinalganglien, und bei Petromyzon theils zerstreut im Verlauf der dorsalen Wurzeln liegen. Bei den höheren Wirbelthieren sind sämmtliche Zellen der betreffenden Art in den Ganglien zu finden.

Im Verlauf der embryonalen Entwicklung aller höheren Wirbelthieren werden die primitiven Verhältnisse durchlaufen, indem die Auswanderung der Zellen des Ganglienstrangs das ontogenetische Gegenstück zu der Stammesgeschichte bildet. Die Embryonen, bezw. Larven der Ichthyopsiden, verharren eine Zeit lang in einem Zwischenstadium. Bei dem Lachsembryo z. B. bleiben die Hinterzellen im Rückenmark und bilden, gleich-

1) Nach Angaben von Retzius (91, p. 45) sind es verschiedenartige Zellen, die beim Amphioxus dorsale Wurzelfasern liefern. Die mittelgrossen bipolaren Zellen, die homolog mit den Hinterzellen sind, liefern die grosse Mehrheit von solchen Fasern, von denen aber auch einige durch die kleinen bipolaren Zellen und andere durch gewisse multipolare Zellen gebildet werden.

zeitig mit der Bildung der Fasern seitens der motorischen Zellen und Commissurenzellen, Hinterstrangfasern und die peripher verlaufenden Hinternerven. Letztere bleiben geraume Zeit die einzigen peripheren sensiblen Nerven des embryonalen Körpers und functioniren, bis sie später durch die Nerven der Spinalganglienzellen ersetzt werden. Es muss also den Hinterzellen eine hohe physiologische sowohl, als eine morphologische Bedeutung zukommen [1]).

Bei diesen Betrachtungen ist noch zu beachten, dass die Hinterzellen unter einander eine Differenzirung erfahren, indem viele lediglich als Strangzellen auftreten. Dies ist wahrscheinlich als eine neuere Erwerbung aufzufassen, da die Zellen ohne periphere Fasern bei Amphioxus und Petromyzon nicht vorzukommen scheinen. Bei einigen von denjenigen Knochenfischarten, wo die Hinterzellen zeitlebens bestehen bleiben, unterliegen sie noch einer weiteren Umbildung. So ist es höchst wahrscheinlich, dass die grossen Zellen, die in dem sogenannten lobus accessorius vorkommen, und die Ussow (82), Fritsch (84), Tagliani (95) u. A. bei Trigla, Lophius, Orthagoriscus, Ballistes etc. beschrieben haben, Hinterzellen sind, die sich in einer bestimmten Gegend des Centralnervensystems gehäuft haben, um eine specielle, aber noch nicht genau bekannte Function zu

1) Die relative Zeit der Differenzirung der verschiedenen Nervenelemente scheint für die richtige Auffassung ihrer Function von gewisser Wichtigkeit zu sein. Ich erwähne dies, weil Tagliani (97) zum Schluss gelangt ist, dass die Hinterzellen motorisch seien, und sich auf solche Gründe zu stützen sucht, nämlich dass die Hinterzellen sich gleichzeitig mit den Spinalganglienzellen ausbilden, und dass sie erst mit dem Auftreten der motorischen Wurzeln atrophiren. Tagliani giebt aber keine Einzelheiten an, um diese vermeintlichen Thatsachen über allen Zweifel zu stellen. Auf Grund der Befunde beim Lachsembryo möchte ich ihre Richtigkeit bestreiten, doch nicht ohne eine Erklärung dafür zu geben. Die erste Behauptung erklärt sich durch den Umstand, dass die ersten Entwicklungsstadien der ventralen Wurzeln sehr leicht zu übersehen sind. In Bezug auf die zweite ist zu erwähnen, dass die Hinterzellen sich zu der Zeit differenziren, wo der Ganglienstrang sich auflöst und seine Zellen zu den kleinen Anlagen der Spinalganglien sich anhäufen; dies bedeutet aber nicht, dass die Ganglienzellen gleich functionsfähig sind; im Gegentheil bleiben sie recht lange undifferenzirt, und während dieser Zeit sind die Hinterzellen und die motorischen Zellen ausgebildet.

übernehmen. Freilich kann man dies erst dann mit Sicherheit behaupten, wenn Näheres über ihre Entwicklung bekannt geworden ist.

Die hier vertretene Ansicht über die Bedeutung der Hinterzellen weicht wesentlich von den Anschauungen von Tagliani ab, der die betreffenden Elemente motorisch sein lässt[1]) und in ihnen keinen morphologischen Zusammenhang mit den mittelgrossen Zellen des Amphioxus und den Hinterzellen der Petromyzonten sieht[2]). Tagliani führt aber keine specifischen Beobachtungen auf, die dafür sprechen, dass die Hinterzellen motorisch seien, was auch nach den schon vorhin erwähnten Angaben von Beard, van Gehuchten und mir selbst unhaltbar ist. Die genaue Uebereinstimmung in allen Hinsichten zwischen den in Frage kommenden Zellen des Amphioxus und den frühen Entwicklungsstadien der Hinterzellen des Lachsembryo, wie zuerst in der vorliegenden Untersuchung beschrieben worden ist, war Tagliani unbekannt, und es ist gerade diese Uebereinstimmung, die alle Zweifel über die Beziehungen der beiden Zellarten beseitigt. In Betreff der Hinterzellen des Petromyzon ist es Tagliani entgangen, dass ihre Identität mit den embryonalen Riesenzellen oder sogenannten transitorischen Zellen durch directe Beobachtung von Studnička bewiesen worden ist, der, wie oben schon aufgeführt, die embryonalen Zellen sich in die Hinterzellen umbilden gesehen hat.

Die sehr originellen Ansichten von Beard über das Wesen der Hinterzellen bei den Embryonen sollen noch vor dem Schluss eine kurze Berücksichtigung finden. Beard hat den

---

1) Tagliani (97, p. 269) schreibt: „Ho ferma convinzione di non trovarmi qui di fronte a elementi di senso, a elementi cioè a conduzione centripeta; le note anatomiche degli elementi nervosi giganti sono così spiccate, da farmi pensare senza tema di fallire, alla loro natura motoria, per quanto il loro ultimo destino non sia in alcun modo assodato."

2) Ibid. p. 272: „dico e cio risulta di mie ricerche in corso sul midollo spinale del Petromyzon marinus, che le „mittleren grossen Zellen" del Reissner o „Hinterzellen" del Freud nel midollo spinale di Ammocoetes e di Petromyzon, dal punto di vista morfologico, e forse anche funzionale non hanno nulla di comune con le cellule collossali dell' Amphioxus e le cellule giganti de Teleostei e quindi ancor meno con l'apparato nervoso transitorio."

Satz aufgestellt, dass die Entwicklung der Metazoen nicht eine directe sei, sondern dass, wie bei den Pflanzen, dort ein Generationswechsel vorliegt. Bei dem Rochenembryo, wo Beard diese Vorgänge besonders eingehend schildert, ist der Generationswechsel sehr verborgen. Die Larve oder das Blastoderm stellen die asexuelle Generation dar; auf dieser, aber gleichzeitig mit derselben auf eine sehr verwickelte Weise zusammengemischt, wächst die geschlechtliche Generation, der sogenannte erwachsene Organismus. Der vorübergehende Nervenapparat (transient nervous apparatus), d. h. die Hinterzellen und Nerven, bildet das Nervensystem der ungeschlechtlichen Larvengeneration. Dieses, behauptet Beard, ist ein Nervensystem „totally different in character from the nervous system of a vertebrate animal“ [1]).

Beard überschätzt aber nach meiner Meinung die Unterschiede zwischen den Hinterzellen bezw. Nerven und dem übrigen Nervensystem eines Wirbelthieres; denn in Bezug auf Ursprung und auf Histogenese der Nervenfasern und Zellen verhalten sie sich ähnlich, und die Beziehungen der Hinterzellen zu anderen Bestandtheilen des Nervensystems sind sehr innig. Unterschiede bestehen zwar: die Hinterzellen differenziren sich sehr frühzeitig, und erscheinen desshalb merkwürdig oder auffallend; ihre Nervenfasern sind verhältnissmässig dick und entbehren der gewöhnlichen Hüllen, und schliesslich verschwinden die Zellen bei den meisten, wenn auch nicht bei allen Ichthyopsiden mit dem Ende des larvalen Lebens. Diese Differenzen sind aber alle von untergeordneter Natur.

Es sind wohl das Vorhandensein der vielen sporadischen Nervenzellen und die Mannigfaltigkeit ihrer Beziehungen zu den vorübergehenden Nerven bei den Selachiern, die Beard veranlasst haben, eine Sonderstellung für die Hinterzellen zu suchen [2]). Die sporadischen Zellen gehören aber gewiss zu denen, die aus dem Ganglienstrang herstammen, denn bei den Selachiern ist die Anzahl der dazugehörigen Zellen eine sehr grosse, wovon auch lange nicht alle zu den Spinalganglien zusammentreten [3]). In anderen Worten

1) Beard (96, p. 407).

2) Vergleiche p. 72.

3) Beard (96, p. 382) giebt sogar zu, dass die betreffenden Zellen in innigen Beziehungen zu den Spinalganglienzellen stehen; spricht ihnen aber jegliche morphologische Verwandtschaft ab.

stellen die sporadisch auftretenden oder peripheren Hinterzellen Elemente dar, die von ihrer ursprünglichen Lage abgerückt sind, ohne ihr bestimmtes Ziel, die Spinalganglien zu erreichen. Sie differenziren sich an irgend einer Stelle weiter, ohne dass sie in die richtigen Beziehungen zu anderen Elementen eintreten, um ihre ursprüngliche Function zu üben. Sie weisen, wie gewöhnlich bei sich rückbildenden Organen, viele Variationen auf. Bei dem Teleostierembryo fehlen diese überflüssigen Zellen fast gänzlich. Die Verhältnisse sind somit sehr vereinfacht und führen zu einer viel conservativeren Auffassung vom Wesen der betreffenden Gebilde. Demzufolge sind die Hinterzellen nicht total verschieden von den übrigen Nervenelementen, sondern sie wirken in Zusammenhang mit diesen und weisen durch ihre Entwicklungsgeschichte und durch Thatsachen der vergleichenden Anatomie eine genetische Verwandschaft mit den Spinalganglienzellen auf, deren Function sie auch eine Zeit lang übernehmen.

Zusammenfassung der Ergebnisse und Schlüsse.

1. Die Trennung des Medullarstrangs von der Epidermis findet bei den Teleostiern, wie bei anderen Wirbelthieren, durch Abschnürung und nicht durch Delamination der obersten Zellschicht des Stranges statt.

2. Nach Vollendung der Abschnürung besteht zunächst im Rumpfgebiet des Embryo kein discreter Ganglienstrang; derselbe wird aber durch Zellen dargestellt, die in der dorsalen Wandung des Medullarstrangs liegen. Diese Zellen bilden bald protoplasmatische Ausläufer, lösen sich vom Medullarstrang los und wandern einzeln zwischen Myotom und Medullarstrang ventralwärts, um sich nach und nach zu kleinen Haufen, den Anlagen der Spinalganglien, zusammenzusammeln. Die Metamerie dieser Gebilde besteht also nicht in der Anlage (Ganglienstrang), sondern kommt allmählich während der Entwicklung zu Stande.

3. Die Spinalganglienzellen bleiben geraume Zeit undifferenzirt; dann bilden sie sich in bipolare Zellen um. Der eine Fortsatz jeder Zelle wächst gegen das Rückenmark zu, bricht durch die äussere Grenzmembran und verliert sich im Hinterstrang. Die Eintrittsstelle dieser Fasern liegt ungefähr in der mittleren Horizontalebene des Markes, d. h. weit von dem Ursprungsort der Ganglienzellen entfernt.

4. Der Medullarstrang besteht, z. Z. seiner Trennung von der Haut, hauptsächlich aus länglichen, epithelial geordneten Stützzellen, die sich von der Mittelebene bis zur äusseren Grenzmembran erstrecken und deren Kerne in verschiedenen Reihen geordnet sind. Es sind eine innere und eine äussere kernfreie Zone vorhanden. In ersterer liegen die Keimzellen; in letzterer, nahe zur äusseren Grenzmembran, vereinzelte runde oder polyedrische Neuroblasten. Die Grenzen der Epithelzellen sind zunächst deutlich. Die Zellen enthalten ein sehr feines Netzwerk von Protoplasmafäden, an denen äusserst feine Körnchen angereiht sind. Sie gleichen demgemäss in Bezug auf feinere Structur den anderen Zellen des Embryonalkörpers.

5. Die beiden Seitenhälften des Medullarstrangs sind zunächst bloss durch eine mediale Membran von einander getrennt. Der eigentliche Centralcanal entsteht dadurch, dass kleine Vacuolen intracellular neben der medianen Grenze der Zellen (Epithelzellen und Keimzellen) sich bilden, und dann, ventral anfangend, allmählich zu einem einheitlichen Canal zusammenfliessen.

6. Die Mehrzahl der Neuroblasten wird im Laufe ihrer Entwicklung birnförmig; das zugespitzte Ende wächst zu einem langen Fortsatz aus, der sich in eine Nervenfaser umbildet. Aus anderen Neuroblasten entstehen zwei Fortsätze von entgegengesetzten Polen der Zelle; beide wachsen in der Längsrichtung und bilden somit Strangfasern. In gewissen Fällen, besonders deutlich bei den Commissurenzellen, weist das wachsende Ende der jungen Nervenfaser eine kleine Anschwellung auf, die glatt, d. h. ohne pseudopodienähnliche Anhänge erscheint.

7. Die auswachsenden Nervenfasern bohren ihren Weg durch die Substanz der Stützzellen, ohne auf die darin enthaltenen Fäden oder auf die Zellgrenzen zu achten. Bei der Zunahme der Fasern wird die Aussenzone des Medullarstrangs immer mehr durchlöchert, bis sie schliesslich eine gröbere netzartige Beschaffenheit gewinnt; dieses Netz ist nicht mit dem intracellularen Netz zu verwechseln, das die embryonalen Zellen enthalten. Die wachsenden Nerven werden also nicht in die Maschen eines präformirten Netzwerks geleitet; im Gegentheil, das Netz, d. h. der Randschleier, verdankt seine fertige Structur dem activen Wachsthum der Nervenfasern.

8. Die motorischen Wurzeln der Spinalnerven entstehen dadurch, dass die Fortsätze von Neuroblasten, die in der ventralen Hälfte des Rückenmarks liegen, die äussere Grenzmembran durchbrechen und weiter wachsen. Im Anfang besteht die Wurzel gewöhnlich aus einer Faser, dem Fortsatz einer einzigen Zelle, die ventralwärts wächst und nicht direct in die daneben liegende Muskelplatte hinein. Etwas später wachsen Fasern direct gegen das Myotom, während noch andere sich dorsalwärts wenden, um den Ramus dorsalis zu bilden.

9. Längere Zeit, nachdem die motorischen Nerven entwickelt sind, wandern einige Zellen aus dem Rückenmark an jedem Nerv entlang heraus. Diese Zellen gesellen sich wahrscheinlich den sympathischen Ganglien als motorische Elemente zu.

10. Die Hinterzellen oder R o h o n'schen Riesenzellen entstehen im dorsalen Theil des Medullarstrangs nahe zur Flügelkante, d. h. unmittelbar neben dem Ganglienstrang. Die dort gelegenen Neuroblasten wachsen meistentheils bipolar aus und zwar in der Längsrichtung; andere sind unipolar. Die Fortsätze machen ihren Weg durch die Epithelzellen an der Flügelkante und bilden den ersten Anfang des Hinterstrangs. Sie sind überhaupt die ersten Nervenfasern, die im Embryonalmark auftreten.

11. Während die Strangfasern auswachsen, dehnt sich der Leib der Hinterzelle in der Querebene aus, und rückt allmählich von der Flügelkante ab, bis die Zelle schliesslich in, oder nahe an die dorsale Mittellinie des Medullarstrangs gelangt. Die Fasern bleiben an der ursprünglichen Stelle und die Verbindung zwischen Zellleib und Fasern wird dünn ausgezogen. Die bipolare Zelle wandelt sich somit in eine unipolare um, die rund oder birnförmig wird. Die dazu gehörigen Strangfasern entspringen dann durch T-Theilung des dünnen Verbindungsstrangs.

12. Hinterzellen finden sich bei älteren Embryonen und Larven in allen Gegenden des Rückenmarks vom Bereich des vierten Myotoms bis zum Schwanz. Sie fehlen im verlängerten Mark. Mit dem Schwund des Dottersacks erleiden sie beim Lachsembryo, wie bei den Selachiern und den meisten Teleostiern, eine Rückbildung.

13. Die Hinterzellen lassen sich in zwei Hauptarten eintheilen. Die einen, wozu die Mehrzahl der Zellen gehört, bilden

lediglich Strangfasern. Die anderen, eine beträchtliche Anzahl, die wohl das primitivere Verhalten aufweisen, bilden auch peripher verlaufende Fasern. Die periphere Faser entsteht durch Umbildung eines protoplasmatischen Auswuchses, der vom Zellleibe oder von einem der Längsfortsätze hervorwächst. Diese Fasern sind ausserordentlich dick und entbehren der gewöhnlichen Nervenhüllen. Die Nerven der Hinterzellen verlaufen über die Myotome hin nach der Haut zu, sind also sensibel. Sie sind metamer geordnet; jedoch fehlen sie beständig oral vom siebten Segment, sowie hier und da in anderen Rumpfsegmenten, je nach dem Individuum. Die Segmentalnerven bestehen aus einer einzigen oder aus zwei Fasern.

14. In einem frühen, d. h. in dem bipolaren Stadium gleichen die Hinterzellen in Betreff ihrer Form und der Vertheilung ihrer Fortsätze vollständig den mittelgrossen bipolaren Ganglienzellen im Rückenmark des Amphioxus. Sie sind mit diesen und nicht mit den „colossalen" Zellen homolog zu stellen. Auch mit den Hinterzellen von Petromyzon, mit den transitorischen Nervenzellen (Beard) und höchst wahrscheinlich mit den bei gewissen Knochenfischen im erwachsenen Zustande vorkommenden Riesenzellen sind die Hinterzellen des Lachsembryo homolog.

15. Die Hinterzellen sind mit den Zellen des Ganglienstrangs, d. h. mit den Spinalganglienzellen genetisch verwandt. Sie sind sensible Elemente, die nicht von ihrem Ursprungsherde auswandern; sie weisen demgemäss primitivere Verhältnisse als die Spinalganglienzellen auf. Bei dem Lachsembryo sind die Hinterzellen eine Zeit lang die einzigen mit peripheren Nerven versehenen sensiblen Elemente. Sie differenziren sich gleichzeitig mit den motorischen Nerven und mit den Commissurenzellen und functioniren wohl im Zusammenhang damit. Erst bedeutend später differenziren sich die Spinalganglienzellen und übernehmen ihre Function.

Verzeichniss der citirten Abhandlungen.

Die nach den Autornamen in Klammern befindlichen Zahlen bedeuten das Jahr des Erscheinens der betreffenden Arbeit.

Aichel, O. (95), Zur Kenntniss des embryonalen Rückenmarks der Teleostier. Sitzungsber. d. Gesellsch. für Morphol. u. Physiol. in München Bd. XI (Druckjahr 1897).

Balfour, F. M. (75), On the Development of the Spinal Nerves in Elasmobranch Fishes. Philos. Transactions. Roy. Soc. London. Vol. 166 (Druckjahr 1876).

Derselbe (81), A Treatise on Comparative Embryology. Vol. II. London.

Beard, J. (89), The Development of the Peripheral Nervous System of Vertebrates. (Part I. Elasmobranchii and Aves.) Quart. Journ. Micr. Science. Vol. 29.

Derselbe (89a), On the Early Development of Lepidosteus Osseus. Proc. Roy. Soc. London. Vol. 46 (Druckjahr 1890).

Derselbe (92), The Transient Ganglion Cells and their Nerves in Raja Batis. Anat. Anzeiger Bd. 7.

Derselbe (96), The History of a Transient Nervous Apparatus in Certain Ichthyopsida. Part. I. Raja Batis. Zool. Jahrb. Abtheil. f. Anat. u. Ontog. Bd. 9.

Bédot, M. (84), Récherches sur le développement des nerfs spinaux chez les tritons. Recueil zoologique Suisse. T. 1. (Citirt nach v. Lenhossék.)

Burckhardt, K. R. (89), Histologische Untersuchungen am Rückenmark der Tritonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34.

Dahlgren, U. (97), The Giant Ganglion Cells in the Spinal Cord of the Order Heterosomata Cope (Anacanthini Pleuronectoidea Guenther). Anat. Anzeiger Bd. 13.

Dohrn, A. (88), Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. XIV. Ueber die erste Anlage und Entwickelung der motorischen Rückenmarksnerven bei den Selachiern. Mittheil. aus d. zoolog. Stat. zu Neapel Bd. 8.

Derselbe (91), Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 16. Ueber die erste Anlage und Entwickelung der Augenmuskelnerven bei Selachiern und das Einwandern von Medullarzellen in die motorischen Nerven. Mittheil. a. d. zool. Stat. zu Neapel Bd. 10.

Derselbe (91a), Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 17. Nervenfaser und Ganglienzelle. Histogenetische Untersuchungen. Mittheil. a. d. zool. Stat. zu Neapel Bd. 10.

Derselbe (92), Die Schwann'schen Kerne der Selachierembryonen. Anat. Anzeiger Bd. 7.

Freud, S. (78), Ueber Spinalganglien u. Rückenmark des Petromyzon. Sitzungsber. d. math.-naturwiss. Klasse d. kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. LXXVIII, III. Abtheil.

Fritsch, G. (84), Ueber den Angelapparat des Lophius piscatorius. Sitzungsber. d. Königl. Preuss. Akad. d. Wiss. Berlin. Jahrg. 1884.

Van Gehuchten, A. (95), La moelle épinière de la truite (Trutta fario). La Cellule. T. XI.

Derselbe (96), Les cellules de Rohon dans la moelle épinière et la moelle allongée de la truite (Tr. fario). Bull. de l'Acad. Roy. d. Sciences de Belg. 3me Series. T. 30.

Derselbe (97), Contribution à l'étude des cellules dorsales (Hinterzellen) de la moelle épinière des vertébrés inférieurs. Bull. de l'Acad. Roy. d. Sciences de Belg. 3me Serie. T. 34.

Götte, A. (78), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. III. Ueber die Entwickelung des Central-Nervensystems der Teleostier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 15.

Goronowitsch, N. (85), Studien über die Entwickelung des Medullarstrangs bei Knochenfischen, nebst Beobachtungen über die erste Anlage der Keimblätter und der Chorda bei Salmoniden. Morphol. Jahrb. Bd. 10.

Derselbe (88), Das Gehirn und die Cranialnerven von Acipenser ruthenus. Morph. Jahrb. Bd. 13.

Derselbe (93), Untersuchungen über die Entwickelung der sogen. „Ganglienleisten" im Kopfe der Vogelembryonen. Morphol. Jahrb. Bd. 20.

Harrison, R. G. (95), Die Entwickelung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46.

Henneguy, F. (88), Recherches sur le développement des poissons osseux. Embryogénie de la Truite. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 24me Année.

Hensen, V. (76), Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. f. Anat. u. Entwickl. Bd. 1.

His, W. (68), Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibs. Die erste Entwickelung des Hühnchens im Ei. Leipzig.

Derselbe (79), Ueber die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Archiv f. Anat. u. Physiol., anat. Abtheil.

Derselbe (86), Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarks und der Nervenwurzeln. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. Kgl. Sächsischen Gesell. d. Wiss. Bd. 13.

Derselbe (87), Die Entwickelung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abtheil.

Derselbe (88), Zur Geschichte des Gehirns sowie der centralen und peripherischen Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. Kgl. Sächsischen Gesell. d. Wiss. Bd. 14.

Derselbe (89), Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abtheil.

Derselbe (90), Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente. Archiv f. Anat. u. Physiol., anat. Abtheil. Supplement-Band.

His, W., jun. (91), Die Entwickelung des Herznervensystems bei Wirbelthieren. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. Kgl. Sächsischen Gesell. d. Wiss. Bd. 18.

Hoffmann, C. K. (83), Zur Ontogenie der Knochenfische. Verhandelingen d. Koninkl. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. Deel 23.

Derselbe (98), Beiträge zur Entwicklung der Selachier. Morph. Jahrb. Bd. 25.

Kastschenko, N. (88), Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. Anat. Anzeiger Bd. 3.

v. Kölliker, A. (95), Ueber das Vorkommen von Nervenzellen in den vorderen Wurzeln der Rückenmarksnerven der Katze. Verhandl. d. Gesell. deutsch. Naturforsch. u. Aerzte. 66. Versamml., 2. Theil, 2. Hälfte. (Citirt nach dem Referat in „Zool. Jahresbericht“ 1895).

Kolster, R. (98), Ueber bemerkenswerthe Ganglienzellen im Rückenmark von Perca fluviatilis. Anat. Anzeiger Bd. 14.

Kopsch, Fr. (98), Die Entwicklung der äusseren Form des Forellenembryo. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51.

v. Kupffer, C. (94), Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. 2. Heft. Die Entwicklung des Kopfes von Ammocoetes Planeri. München und Leipzig.

Kutschin (63), Ueber den Bau des Rückenmarks des Neunauges. Inaug.-Diss. Kasan. (Citirt nach Stieda, „Referat aus der russischen Literatur“. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 2. 1866.)

v. Lenhossék, M. (91), Die Entwicklung der Ganglienanlagen bei dem menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. u. Phys., anat. Abtheil.

Derselbe (92), Beobachtungen an den Spinalganglien und dem Rückenmark von Pristiurusembryonen. Anat. Anzeiger Bd. 7.

Derselbe (95), Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. Berlin.

Lugaro, E. (94), Ueber die Histogenese der Körner der Kleinhirnrinde. Anat. Anzeiger Bd. 9.

Marshall, A. M. (77), On the Early Stages of Development of the Nerves in Birds. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XI.

Onodi, A. D. (86), Ueber die Entwicklung des sympathischen Nervensystems. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 26.

Platt, Julia (96), Ontogenetic Differentiation of the Ectoderm in Necturus. Study II. On the Development of the Peripheral Nervous System. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 38.

Ramon y Cajal, S. (90), A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de le moelle épinière du poulet? Anatom. Anzeiger Bd. 5.

Derselbe (94), Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux chez l'homme et chez les vertébrés. Paris.

Reissner, E. (60), Beiträge zur Kenntniss vom Bau des Rückenmarks

von Petromyzon fluviatilis L. Arch. f. Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin.

Retzius, G. (91), Zur Kenntniss des centralen Nervensystems von Amphioxus lanceolatus. Biologische Untersuchungen. Neue Folge. II. Bd. No. 2.

Derselbe (93), Die nervösen Elemente im Rückenmark der Knochenfische. Biologische Untersuchungen. Neue Folge. V. Bd. No. 3.

Rohde, E. (88), Histologische Untersuchungen über das Nervensystem von Amphioxus lanceolatus. Zoologische Beiträge herausgegeben von Anton Schneider, Bd. II.

Rohon, V. (84), Zur Histogenese des Rückenmarks der Forelle. Sitzungsber. d. math.-physik. Klasse d. Kgl. Bayer. Akad. d. Wiss. Bd. 15. (Druckjahr 1885).

Roudnew, W. (95), Note sur la formation du canal dans le système nerveux central des Téléostéens. Bibliogr. Anatomique. 3me Année.

Sargent, P. E. (98), The Giant Ganglion Cells in the Spinal Cord of Ctenolabrus caeruleus. (Preliminary Paper). Anat. Anzeig. Bd. 15.

Schäfer, E. A. (81), Note on the Occurrence of Ganglion Cells in the Anterior Roots of the Cat's Spinal Nerves. Proc. Roy. Soc. London. Vol. 31.

Schaper, A. (94), Die morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirns der Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. 21.

Derselbe (97), Die frühesten Differenzirungsvorgänge im Centralnervensystem. Arch. f. Entwicklungsmechanik Bd. V.

Sedgwick, A. (96), On the Inadequacy of the Cellular Theory of Development, and on the Early Development of Nerves, particularly on the third Nerve and of the Sympathetic in Elasmobranchii. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 37.

Stroebe, H. (93), Experimentelle Untersuchungen über Degeneration und Regeneration peripherer Nerven nach Verletzungen. Ziegler's Beiträge zur pathol. Anat. Bd. 13.

Studnička, J. K. (95), Ein Beitrag zur vergleichenden Histologie und Histogenese des Rückenmarks. (Ueber die sog. Hinterzellen des Rückenmarkes.) Sitzungsber. d. Böhm. Gesell. d. Wiss., math.-nat. Klasse Jahrg. 1895 (Druckjahr 1896).

Tagliani, G. (95), Intorno a così detti lobi accessorio e alle cellule giganti della midollo spinale di alcuni Teleostei. Boll. Soc. Natural. Napoli. Vol. 9.

Derselbe (97), Considerazioni morfologiche intorno alle cellule nervose colossali dell' Amphioxus lanceolatus e alle cellule nervose giganti del midollo spinale di alcuni Teleostei. Nota preliminare. Monitore zool. Ital. Anno 8.

Ussow, M. (82), De la structure des lobes accessoires de la moelle épinière de quelques poissons osseux. Archives de Biologie. Tome III.

Vignal, W. (84), Sur le développment des éléments de la moelle de mammifères. Archives de Physiologie. III. Serie. T. 4.

Van Wijhe, J. W. (88), Ueber die Entwicklung des Excretionssystems und andere Organe bei Selachiern. Anat. Anzeiger Bd. 3.

Erklärung der der Abbildungen auf Tafel XVIII—XX.

Sämmtliche Figuren sind nach Schnittpräparaten von Embryonen von Salmo salar mit Hülfe der Abbe'schen Camera lucida gezeichnet worden.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

ao. = Aorta,
b. pl. = Bodenplatte (His),
br. fl. = Brustflosse,
c. c. = Canalis centralis,
c. c.' = Medianmembran, die die zwei Hälften des Medullarstrangs trennt, ehe der Centralcanal sich entwickelt,
ch. = Chorda dorsalis,
chr. = Chromophile Körper (Nissl),
com. z. = Commissurenzelle,
d. = Darm,
d. h. = Dotterhaut,
d. pl. = Deckplatte (His),
d. s. = Deckschicht der Epidermis,
d. w. = Dorsale oder hintere Wurzel eines Spinalnerven,
ep. = Epidermis,
epend. = Epitheliale Stützzellen oder Ependyma,
epend. k. = Kerne von Ependymzellen,
fl. k. = Flügelkante,
gl. = Vornierenglomerulus,
gr. s. = Grundschicht der Epidermis,
g. str. = Ganglienstrang,
g. z. = Spinalganglienzelle,
h. n. = Ein aus einer Hinterzelle entspringender Nerv,
h. str. = Hinterstrang (funiculus dorsalis),
h. z. = Hinterzelle (Rohon'sche Riesenzelle),
k. z. = Keimzelle (His),
mes. = Unsegmentirtes Mesoderm,
m. f. = Muskelfibrille,
m. fl. = Unpaarer Flossensaum,
m. l. e. = Aeussere Grenzmembran des Medullarstrangs,
m. s. = Medulla spinalis (Medullarstrang resp. -Rohr),
my. = Myotom,
m. z. = Motorische oder Vorderhorn-Zelle,

nbl. = Neuroblast,
n. f. = Nervenfasern (quergeschnitten),
r. d. = Ramus dorsalis eines Spinalnerven,
r. s. = Randschleier (His),
skl. = Sklerotom,
sp. g. = Spinalganglien,
s. pl. = Seitenplatten,
vac. = Vacuolen in den Zellen des Medullarstrangs, die schliesslich zum Centralcanal zusammenfliessen,
v. car. = Cardinalvene,
v. c. i. = Vena cava inferior.
vit. = Dotter,
v. s. i. = Subintestinalvene,
v. w. = Ventrale oder vordere Wurzel eines Spinalnerven,
w. g. = Wolff'scher Gang,
w. k. = Wachsthumskeule am Ende einer Nervenfaser.

Die Pfeile (⇒) zeigen bei Längsschnitten in die Richtung des Kopfes.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Querschnitt durch den Kopf eines Embryo im Stadium II. Uebergang zwischen Haut und Nervensystem. × 232. (Nach einem Präparat des Herrn Prof. Nussbaum.)

Fig. 2. Querschnitt durch den Rumpf eines Embryo zwischen den Stadien IV und V. × 232.

Fig. 3. Querschnitt durch das 4. Segment eines Embryo im Stadium V. × 232.

Fig. 4. Querschnitt durch das 5. Segment eines Embryo im Stadium IX. × 232.

Fig. 5. Theil eines schrägen Längsschnittes durch einen Embryo im Stadium VII. Vier Myotome der linken Seite und die linke Hälfte des Medullarstrangs mit Hinterzellen und Hinterstrang sind dargestellt. × 232.

Fig. 6. Querschnitt (etwas schräg getroffen) durch die mittlere Rumpfgegend eines Embryo im Stadium VIII. *h. z.* = Hinterzelle mit Fortsatz (*h. n.*), der sich bis in die Bauchwand hinein erstreckt. Der Verlauf der Nervenfaser ist nach den Befunden an drei aufeinanderfolgenden Schnitten dargestellt. × 232.

Tafel XIX.

Fig. 7. Dorsaler Theil des Medullarstrangs mit angrenzenden Theilen des Mesoderms und der Haut aus einem Querschnitt durch das unsegmentirte Gebiet eines Embryo im Stadium V. Der Zusammenhang des Medullarstrangs mit der Grundschicht (*gr. s.*) der Epidermis wird gezeigt. Die Deckschicht (*d. s.*) zieht glatt über beide Gebilde hinweg. × 477.

Fig. 8. Medullarstrang und angrenzende Theile aus einem Querschnitt durch das 19. Segment eines Embryos im Stadium IV. Der

Ganglienstrang (*g. str.*) ist noch mit dem Medullarstrang in innigem Zusammenhang. × 477.

Fig. 9. Dorsaler Theil des Medullarstrangs, mit angrenzenden Theilen von Haut und Urwirbeln, aus einem Querschnitt durch das 16. Segment desselben Embryo (Stadium IV). Der Anfang der Auflockerung des Ganglienstrangs (*g.str.*) zeigt sich durch die Bildung von protoplasmatischen Ausläufern an dessen Zellen. × 477.

Fig. 10. Aehnlicher Theil eines Querschnitts durch das 9. Segment desselben Embryo (Stadium IV). Vorgeschrittene Auflockerung des Ganglienstrangs. × 477.

Fig. 11. Ventraler Theil der rechten Hälfte des Medullarstrangs mit angrenzenden Theilen des Myotoms und der Chorda dorsalis aus einem Querschnitt durch as 14. Segment eines Embryo im Stadium VI. *m. z.* = Eine birnförmige motorische Zelle mit Fortsatz, der die äussere Grenzmembran des Medullarstrangs noch nicht durchbrochen hat. × 887.

Fig. 12. Dieselben Gebilde aus einem Querschnitt durch das 9. Segment eines Embryo im Stadium V. Der motorische Nerv (*r. w.*) dieses Segments wird durch eine einzige Faser vertreten, die in deutlichem Zusammenhang mit der Nervenzelle steht. *g.z.* = Zelle aus dem Ganglienstrang. × 887.

Fig. 13. Linke Hälfte des Medullarstrangs aus einem Schnitt durch das 12. Segment eines Embryo im Stadium VI. *com. z.* = Commissurenzelle mit auswachsender Faser; *w. k.* = Wachsthumskeule (cône d'accroissana) am Ende derselben. × 887.

Fig. 14. Linke Hälfte des Medullarrohrs mit Spinalganglion und angrenzenden Gebilden aus einem Querschnitt durch die Gegend des 9. Segments eines Embryo, der etwas älter als Stadium XI ist. *g. z.* = Bipolare Spinalganglienzelle mit Fortsatz (*d. w.*), der sich bis zum Hinterstrang (*h. z.*) verfolgen lässt. × 620.

Tafel XX.

Fig. 15. Theil des Medullarstrangs aus einem Längsschnitt eines Embryo im Stadium IV. (Nach einem Präparat des Herrn Prof. Nussbaum). × 887.

Fig. 16. Ein anderer Theil desselben Schnittes. × 887.

Fig. 17. Dorsaler Theil der linken Hälfte des Medullarstrangs mit angrenzenden Gebilden aus einem Querschnitt durch das Septum zwischen den 14. und 15. Myotomen eines Embryo im Stadium VI. × 887.

Fig. 18. Dieselben Gebilde aus einem Querschnitt durch das Septum zwischen dem 15. und 16. Myotyme eines Embryo im Stadium VII. × 887.

Fig. 19. Hinterzelle mit dazu gehöriger peripherer Faser aus der Gegend des 12. Segments eines Embryo im Stadium VII; aus einem schrägen Längsschnitt entnommen. × 887.

Fig. 20. Strangzelle mit Fasern aus der Gegend des 10. Myotoms eines Embryo im Stadium VIII, nach einem schrägen Längsschnitt abgebildet. Die Zelle stellt ein vorgeschrittenes Uebergangsstadium zwischen der unipolaren und bipolaren Form dar. × 887.

Fig. 21. Zwei primär unipolare Strangzellen, wovon die grössere eine Hinterzelle ist, aus einem schrägen Längsschnitt eines Embryo im Stadium VIII; Gegend des 6. und 7. Segmenten. × 887.

Fig. 22. Hinterzelle mit dazu gehöriger peripher verlaufender Faser aus der Gegend des 16. Segments eines Embryo im Stadium VII. Aus dem in Fig. 5 abgebildeten Längsschnitt. × 887.

Fig. 23. Theil eines schrägen Längsschnitts durch den Medullarstrang eines Embryos mit einunddreissig Urwirbeln (zwischen Stadium V und VI). Zwei bipolare Hinterzellen heben sich gegen die Stützzellen hervor. × 887.

Fig. 24. Zwei Hinterzellen aus einem schrägen Längsschnitt durch einen Embryo im Stadium VI. Erste Uebergangsstufe zwischen unipolarer und bipolarer Form. × 887.

Fig. 25. Zwei Hinterzellen aus der Gegend des 18. und 19. Segments eines Embryo im Stadium XI nach einem schrägen Längsschnitt abgebildet. *chr.* = Chromophile oder Nissl'sche Körper. × 887.

Fig. 26. Hinterzelle aus der Gegend des 14. Segments desselben Embryo. Umwandlung in die unipolare Form. × 887.

Fig. 27. Fertig ausgebildete Hinterzelle aus der Gegend des 41. Segments eines Embryo von vierundfünfzig Tagen, nach einem schrägen Längsschnitt abgebildet. Der Fortsatz der unipolar gewordenen Zelle theilt sich in zwei Strangfasern. × 887.

Fig. 28. Gruppe von drei ausgebildeten Hinterzellen aus der Gegend des 7. Segments eines Embryo von zweiundfünfzig Tagen, nach einem Frontalschnitt dargestellt.

Fig. 29. Degenerirende Hinterzelle aus einem Querschnitt durch das Rückenmark eines Embryo mit eben aufgebrauchtem Dottersack. × 887.

Fig. 30. Dasselbe. 887.

Fig. 31. Theil eines schrägen Längsschnittes durch den Medullarstrang eines Embryo mit einunddreissig Urwirbeln (zwischen Stadium V und VI). *h. z.* = Hinterzelle mit Fortsatz, der sich nach der entgegengesetzten Körperseite richtet. × 887.

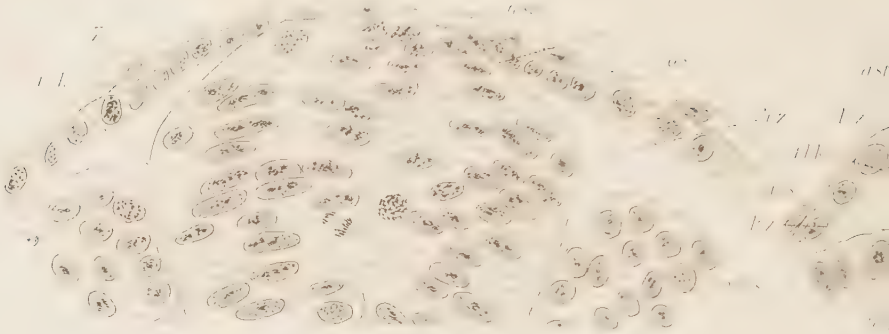
Fig. 32. Theil des Rückenmarks aus einem Querschnitt durch die Gegend des 39. Segments eines Embryo von zweiundfünfzig Tagen. × 740.

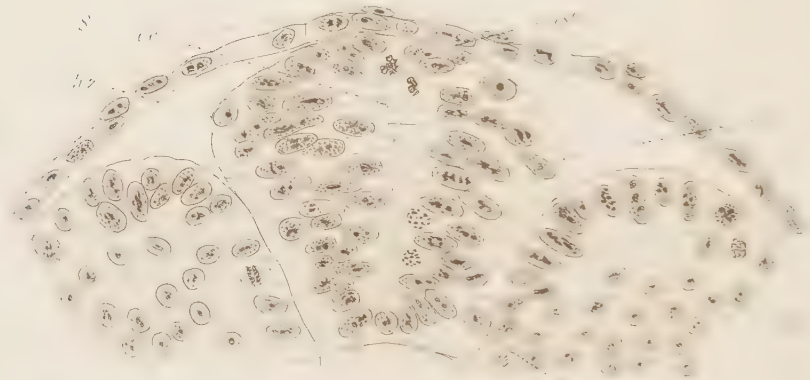
Lebenslauf.

Geboren wurde ich, Ross Granville Harrison, am 13. Januar 1870 zu Philadelphia in Pennsylvania, Vereinigte Staaten von Amerika. Nachdem meine Eltern im Jahre 1880 nach Baltimore gezogen waren, besuchte ich die dortigen Schulen und bezog im Herbst 1886 als „Collegiate Student" die Johns Hopkins Universität. Drei Jahre darauf wurde mir von dieser Universität das Baccalaureat verliehen. Die nächsten zwei Jahre widmete ich mich dort dem Studium der Zoologie, Physiologie und Mathematik. Im Frühjahr 1892 wurde ich bei der philosophischen Fakultät der Bonner Universität immatrikuliert, blieb drei Semester und beschäftigte mich hauptsächlich mit Anatomie und Zoologie. Im Herbst 1893 kehrte ich nach Baltimore als „Fellow" der Johns Hopkins Universität zurück. Im Juni 1894 wurde ich zum Dr. phil. promoviert. Im Herbst desselben Jahres betraute mich das Bryn Mawr College mit der Stellvertretung des Professors der Zoologie für ein akademisches Jahr. Nach Bonn zurückgekehrt, arbeitete ich im Sommer und Herbst 1895 auf dem anatomischen Institut. Im Januar 1896 wurde mir durch die Güte des Herrn Professor Alexander Agassiz, Direktor des Museum of Comparative Zoology zu Cambridge in Massachusetts, ein Arbeitsplatz der Zoologischen Station in Neapel zugewiesen, wo ich vier Monate verbrachte. Seit Oktober 1896 bin ich, zuerst als „Instructor", dann als „Associate in Anatomy" an der Johns Hopkins Universität thätig. Gleichzeitig habe ich mich mit dem Studium der Medizin dort und in Bonn beschäftigt.

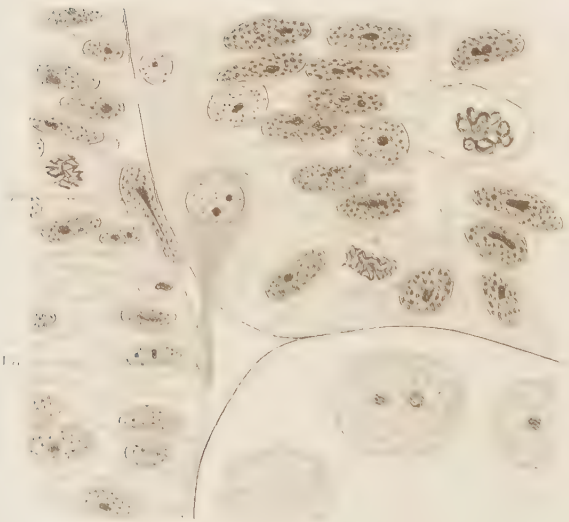
2.
1
g str
hz
ms
mij
cp
wg
vll
skl
spl
5
spl
skl
spl
a

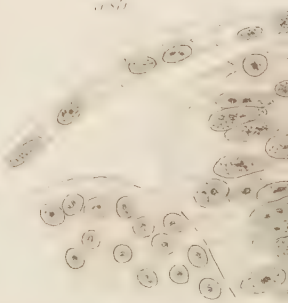
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

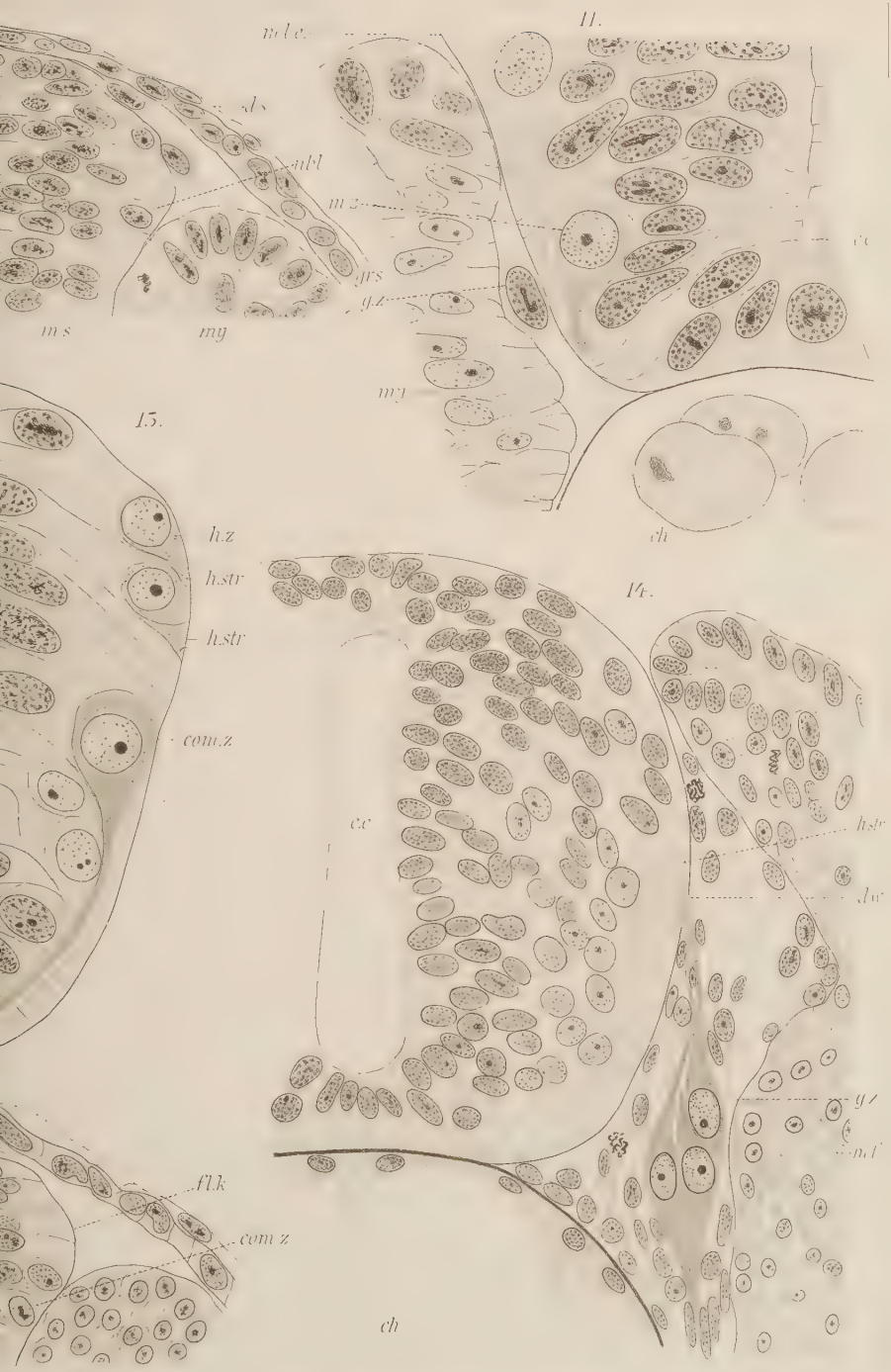




12



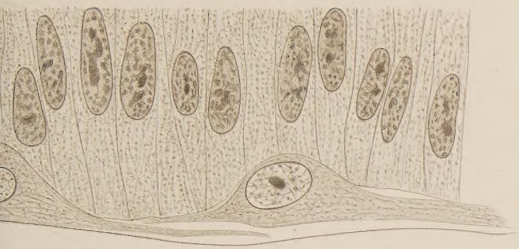




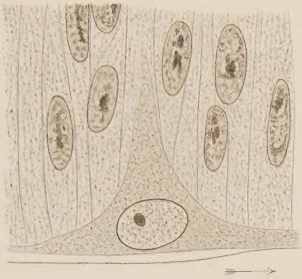
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

15
16
17
18
22

23.

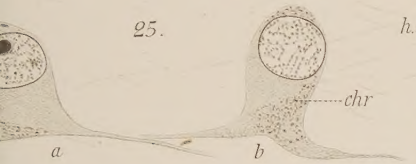


31.



24.

25.

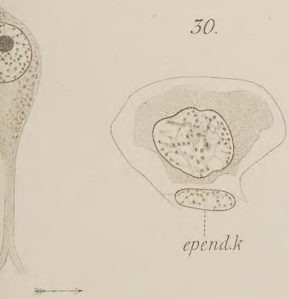


29.

32.

28.

30.



Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.